VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

В. В. КУЗНЕЦОВ

БИОЛОГИЯ МАССОВЫХ И НАИБОЛЕЕ ОБЫЧНЫХ ВИДОВ РАКООБРАЗНЫХ БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»



ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ
КУЗНЕЦОВ
(1912—1961 гг.)

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В. В. КУЗНЕЦОВ

БИОЛОГИЯ МАССОВЫХ И НАИБОЛЕЕ ОБЫЧНЫХ ВИДОВ РАКООБРАЗНЫХ БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1964 ЛЕНИНГРАД

АННОТАЦИЯ

Книга посвящена изучению ракообразных и их биологических особенностей в условиях Баренцева и Белого морей. Изложенные в ней данные являются итогом многолетних работ автора по исследованию биологии ракообразных и представляют большой научный интерес, а также могут быть использованы для решения ряда вопросов теоретического и практического значения, например для решения проблемы кормовой базы промысловых рыб.

Издание рассчитано на зоологов (ихтиологов, гидробиологов, карцинологов) и специалистов морского рыбного промысла.

Ответственный редактор

К. А. БРОДСКИЙ

ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ КУЗНЕЦОВ

После длительной и тяжелой болезни 6 июля 1961 г. на 50-м году жизни скончался доктор биологических наук Владимир Васильевич Кузнецов. Уже совершенно больной, отчетливо сознавая всю безнадежность своего положения, он в то же время долго и упорно боролся за жизнь, за каждую малейшую возможность быть на море, так ему страстно хотелось еще работать и закончить начатые им исследования, подвести итоги большим материалам, накопленным в результате многих лет упорного труда. Владимир Васильевич был человеком исключительной воли.

В. В. Кузнецов в 1936 г. окончил Ленинградский государственный университет по кафедре гидробиологии и в том же году поступил на Мурманскую биологическую станцию Академии наук СССР в Дальних Зеленцах, которая в то время еще только строилась. Он был первым ее научным сотрудником, и вся его дальнейшая научная деятельность была тесным образом связана с Баренцевым и Белым морями.

В научном отношении его больше всего интересовали общие вопросы биологии моря, жизненные циклы массовых видов морских беспозвоночных и водорослей, динамика биоэкологических процессов, т. е. вопросы, которые предшествующими исследователями были освещены крайне недостаточно. Уже первые годы работы на Мурманской биологической станции четко определили весь будущий профиль его научных исследований. Однако начавшаяся Великая Отечественная война прервала его весьма интересные научные изыскания. С первых дней войны Владимир Васильевич добровольно ушел на фронт и, защищая родной Ленинград, был дважды тяжело ранен.

По окончании войны, когда встал вопрос, кому поручить восстановление Мурманской биологической станции, сильно пострадавшей во время войны, выбор пал на Владимира Васильевича. Он был назначен директором станции и со всей присущей ему пылкостью принялся за ее восстановление. На этом посту он оставался до 1954 г.

Наряду с работами на Мурмане В. В. Кузнецов проводил большие сравнительные исследования на Белом море. В течение ряда лет он заведовал Беломорской биологической станцией Карельского филиала АН СССР.

Владимир Васильевич был неутомимым тружеником, его исследования отличались огромным размахом и большой разносторонностью. Можно было удивляться, как успевал он одновременно вести большую организационную работу и обрабатывать огромные научные материалы.

Научные исследования В. В. Кузнецова характеризуются определенной направленностью и большой целеустремленностью. На основе лично собранных обширных фактических материалов он создал свою концепцию о биологических особенностях фауны и флоры Белого моря, основные положения которой изложены в его докторской диссертации «Белое море и биологические особенности его флоры и фауны» (Изд. АН СССР, 1960).

Путем сравнительного изучения изменчивости биологических процессов у одних и тех же массовых видов беспозвоночных и водорослей из различных районов их обитания и биологического анализа отдельных популяций В. В. Кузнецову удалось показать, что в Белом море в основном процветают лишь виды с коротким жизненным циклом и с пелагической икрой или икрой, непосредственно не связанной с прибрежными скоплениями илистых грунтов. Отчасти эти материалы излагаются и в настоящей книге.

Исходя из своих теоретических положений, Владимир Васильевич выдвинул ряд практических предложений в целях повышения продуктивности Белого моря. В частности, он теоретически глубоко и всесторонне обосновал возможность акклиматизации на севере дальневосточной горбуши. Его научное предвидение в значительной степени оправдалось.

Владимир Васильевич всегда был глубоко принципиален во всех отношениях. С какой горячностью он отстаивал свои научные взгляды, с каким жаром он излагал результаты своих исследований!

Лаборатория морских исследований Зоологического института Академии наук СССР потеряла большого энтузиаста, неутомимого исследователя, прошедшего трудный и тяжелый жизненный путь. Безжалостная смерть вырвала из наших рядов близкого товарища и друга, не жалевшего своих сил в интересах науки.

П. В. Ушаков

ПРЕДИСЛОВИЕ

В течение 1946—1953 гг. автор проводил сбор материалов и наблюдения по наиболее обычным и массовым видам беспозвоночных Баренцева и Белого морей, представляющих основу фауны этих двух водоемов. Эта книга — результат исследований биологии и ее изменчивости у группы ракообразных.

Район исследований охватывает прибрежные воды Восточного Мурмана, узкую полосу Баренцева моря на северо-восток от Кольского полуострова примерно до 72° с. ш. и почти все Белое море (рис. 1). Кроме этого, в течение 1953—1956 гг. автор изучил некоторые коллекции Зоологического института Академии наук СССР, в результате чего ранее полученные материалы были в значительной мере расширены и обогащены сведениями из других частей Баренцева моря и из других арктических морей. В отдельных случаях вновь полученные сведения касаются и дальневосточных морей, в которых обитают виды, изученные в Баренцевом и Белом морях.

По некоторым видам, особенно прибрежным и литоральным, дается характеристика основных моментов их жизнедеятельности, по другим — лишь предварительные сведения. Полнота приводимых здесь сведений в известной мере находится в прямой зависимости от степени массовости того или иного вида: чем в большем числе особей встречается вид, тем полнее полученный по нему материал.

Отдельные систематические группы расположены в работе в порядке их убывающего значения в жизни Баренцева и Белого морей, именно поэтому на первом месте стоят десятиногие раки, а на последнем — усоногие.

Сведения о количестве изученных особей в необходимых случаях приведены в тексте по каждому виду отдельно.

Несколько слов о характере измерений.

Живой вес у особей крупнее 500 мг определялся на технических весах с точностью до 0.01 г, а у более мелких — на торзионных с точностью до 0.001 г.[1]

У *Decapoda—Macrura* за длину тела принималось расстояние от основания глазного стебелька до конца тельсона; у *Decapoda—Anomura* и *Decapoda—Brachyura* — длина карапакса. У всех *Amphipoda* и *Isopoda* в качестве длины тела принималось расстояние от переднего края головы до конца тельсона. У представителей рода *Balanus* в качестве единицы измерения принят объем тела, высчитываемый для каждой особи отдельно, как объем усеченного конуса. У *Verruca* — диаметр домика.

---

[1] Для большинства видов составлялся график зависимости длины тела и живого веса, с помощью которого можно определить вес особи с любым размером тела. Это дало возможность сравнить число зародышей, образующихся у самок в различных популяциях на единицу живого веса.

Индивидуальная плодовитость почти во всех случаях определялась прямым просчетом вынашиваемых яиц или зародышей. Лишь у некоторого числа особей *Hyas araneus* и *Balanus balanus* плодовитость определена путем взятия навески (с точностью до 1 мг) у каждой особи.

Возраст и длительность жизни в большинстве случаев определялись путем биометрического анализа природных популяций, а иногда и пря-

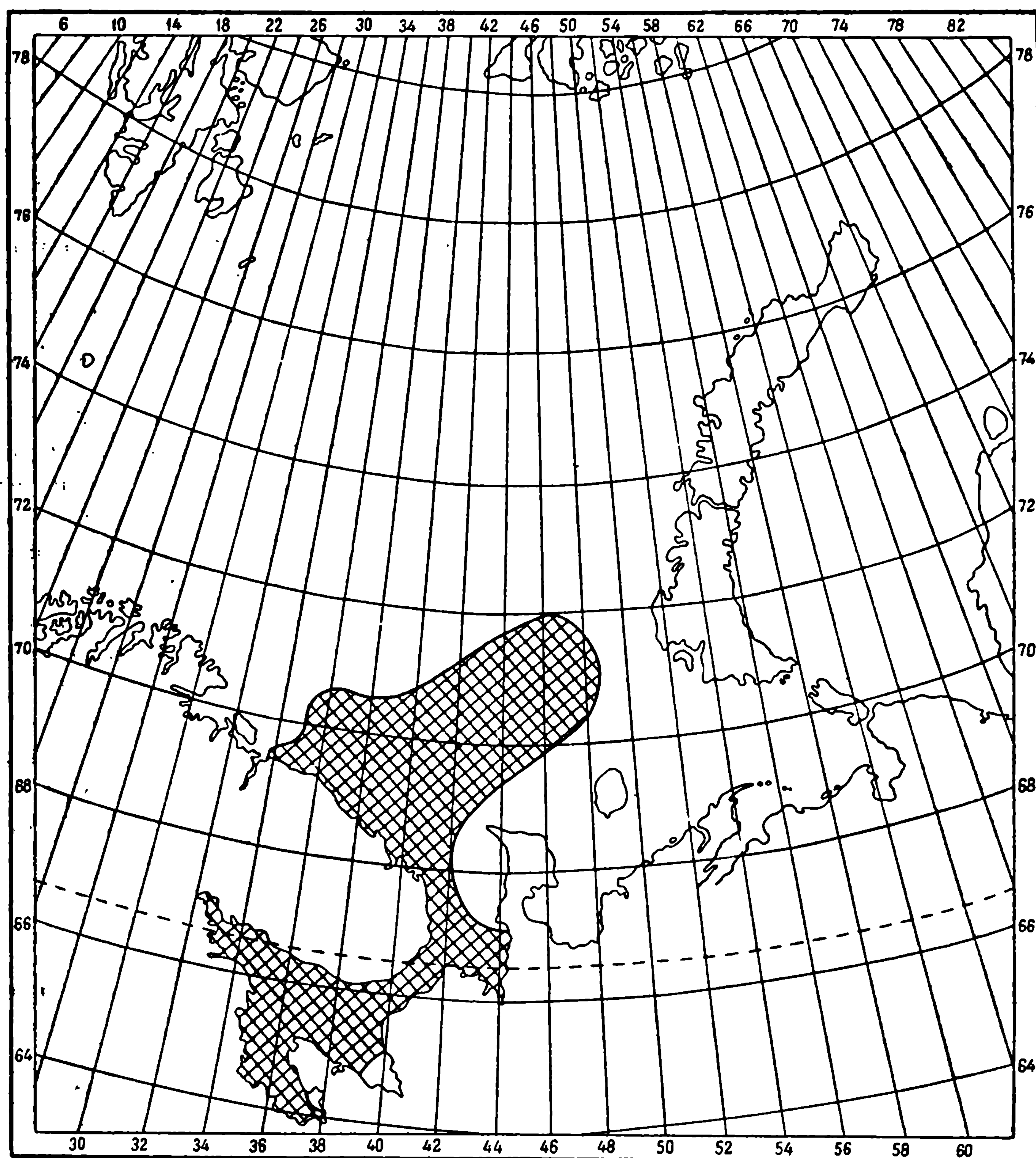


Рис. 1. Район сбора материала по биологии ракообразных Баренцева и Белого морей в 1948—1953 гг.

мым наблюдением (у некоторых бокоплавов и равноногих, которых можно было содержать в садках или аквариумах). У представителей рода *Balanus* возраст определялся по годовым кольцам на наружной или внутренней поверхности домика, правильность таких определений проверялась наблюдениями в природе и в садках.

С чувством глубокой признательности автор отмечает, что в процессе работы он неизменно пользовался помощью и поддержкой многих сотрудников Зоологического института и Мурманской биологической станции Академии наук СССР. Неоценимая услуга была оказана автору проф. Е. Ф. Гурьяновой, взявшей на себя большой труд по просмотру рукописи и давшей ряд весьма ценных указаний и советов.

ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Pandalus borealis Kröyer

В Баренцевом море *P. borealis* является одним из массовых и широко распространенных (рис. 2) представителей ракообразных. В значительном количестве он ловится не только обычным прямоугольным тралом, но и попадается почти в каждом рыболовном трале. Взрослые особи в непосредственной близости от берегов не встречаются и живут на глубинах не менее 90 м и не ближе, чем на 5—7 миль от берега. Молодые особи в возрасте до одного года нередко скопляются в губах среди зарослей ламинарий и десмарестии на глубинах от 3 до 10 м.

Всего в нашем распоряжении было 968 особей, собранных в Баренцевом море (в том числе 166 размножающихся самок), и 73 особи из северной части Горла Белого моря, среди которых самок с икрой или с зародышами не оказалось.

В Норвегии *P. borealis* благодаря своим прекрасным вкусовым качествам и крайне высокой численности служит объектом интенсивного промысла: по данным Иорта и Руда (Hjort a. Rund, 1938), в 1935 г. скандинавскими странами (Швеция и Норвегия) было добыто 4826 т этой креветки. Естественно поэтому, что в настоящее время накопилась довольно обширная литература, освещающая те или иные стороны распространения и биологии этого вида, что в известной мере позволит сравнить наши данные с материалами из других участков Атлантики.

У побережья Норвегии массовые поселения этих креветок сосредоточены на глубине 100—250 м, но небольшое количество особей встречается и на меньших глубинах. Лишь в виде редкого исключения этот вид может быть найден при температурах ниже 0°, обычно всегда температура в его местообитаниях не бывает менее +1°. У берегов южной Норвегии температура в местообитаниях креветок меняется в пределах 6—8° (Hjort a. Rund, 1938).

У побережья Норвегии годовой улов может достигать 3400 т (Poulsen, 1946), причем лов идет равномерно в течение круглого года, тогда как у берегов Дании ежегодно вылавливается не более 600 т, что обусловлено резкими сезонными колебаниями улова. Наиболее высокие уловы в июне—июле и наиболее низкие с октября по март. Заметим, что в Баренцевом море скопления этого вида чаще всего встречаются только зимой. Наибольшее число тралений нами было произведено в летнее время; зимних тралений примерно в 3 раза меньше летних, а количество особей, добытых зимой (с ноября по апрель), было в 3 раза больше количества добытых летом.

Распределение этого вида в пределах района наших исследований более или менее равномерно, поэтому выделить какие-либо самостоятельные популяции пока не представилось возможным. Имеются лишь некоторые основания предполагать, что в юго-восточном углу Баренцева

моря (включая и северную часть Горла Белого моря) *P. borealis* образует биологически обособленную популяцию, но недостаток материала не позволяет решить этот вопрос окончательно.

За период работ с 1949 по 1953 г. в среднем за одно траление в открытых частях Баренцева моря добывалось 13 взрослых особей. Максимальное число добытых за одно траление особей не превышало 267. Это может

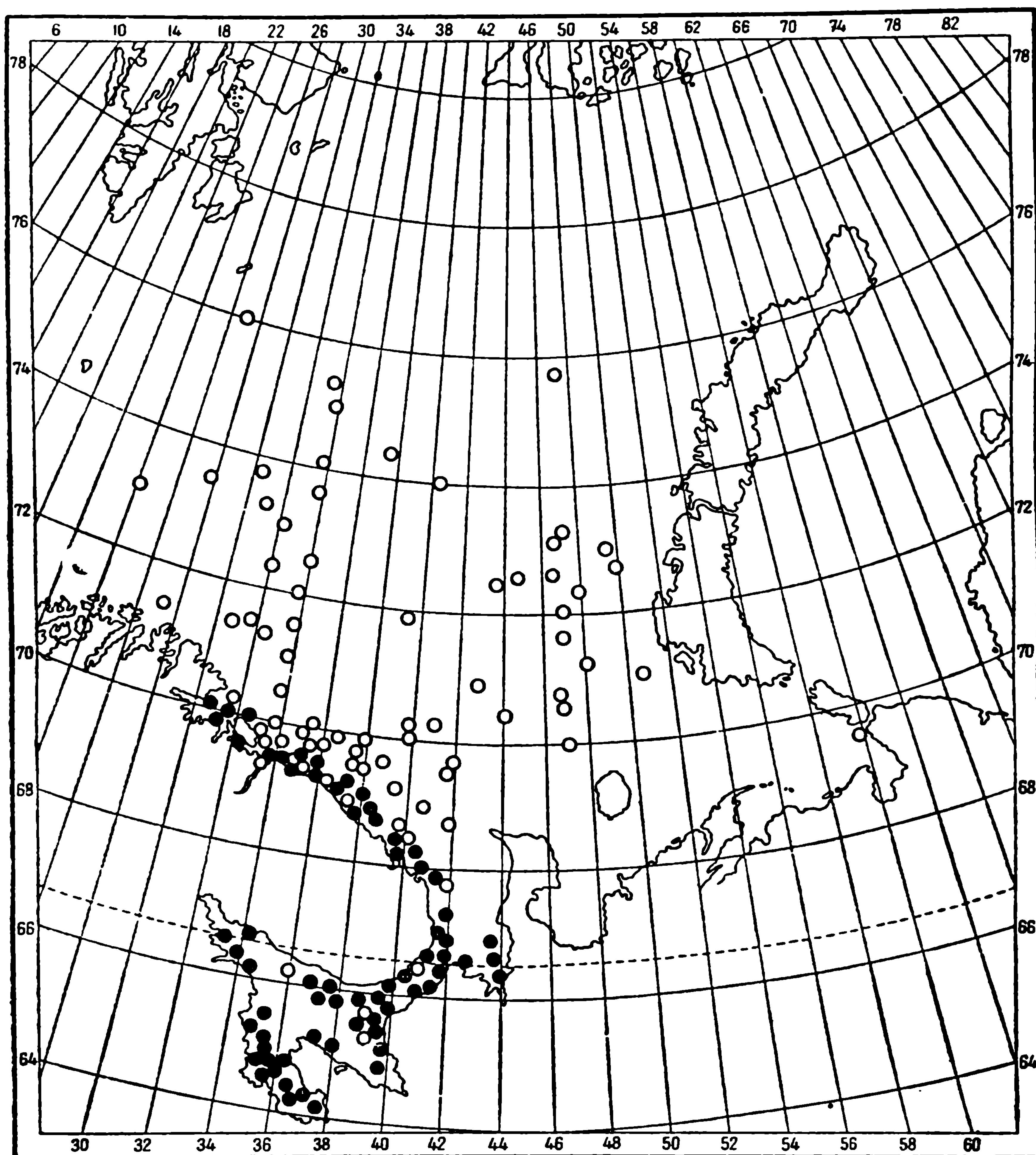


Рис. 2. Распространение *Pandalus borealis* (*светлые кружки*) и ***P. annulicornis*** (*темные кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

свидетельствовать о том, что плотность поселений *P. borealis* в Баренцевом море значительно меньшая по сравнению с тем, что наблюдается в Норвежском и Северном морях, где этот вид, как уже сказано, служит объектом интенсивного промысла и добывается в огромных количествах.

По нашим данным, популяция в открытой части Баренцева моря испытывает сезонные и локальные колебания температуры от 1.4 до 6.5°, а молодь, живущая у берегов, от —1.0 до +10.7°.

Интересно, что на Тихоокеанском побережье Северной Америки от о-вов Королевы Шарлотты до о. Ванкувер (Bercley, 1930) и в норвежских фиордах (Hjort a. Rund, 1938) молодь в течение 1-го лета жизни, так же как и в Баренцевом море, живет отдельно от популяции взрослых и при-

соединяется к ней от ноября до февраля, составляя в это время 88—97% всей популяции. В условиях Баренцева моря молодь этого вида держится у берегов до конца зимы и только в апреле уходит в открытое море. Воллебек (Wollebaek, 1908) находил *P. borealis* у побережья Норвегии на глубине от 23 до 100 м и более при температурах около 6° и солености 34—$35^{0}/_{00}$. В Баренцевом море этот вид не встречается при соленостях ниже $33^{0}/_{00}$.

Таким образом, взрослые *P. borealis* в пределах всей северной Атлантики обитают на сравнительно большой глубине и избегают как слишком низких температур, так и резких колебаний солености. Молодые особи этого вида, в отличие от взрослых, тяготеют к берегам и, обитая на глубинах не более 25 м, подвергаются воздействию как отрицательных температур, так и пониженных соленостей (до $31^{0}/_{00}$).

P. borealis принято считать формой арктической или арктическо-бореальной. Такое представление основано на том, что он проникает довольно далеко на север, хотя, как справедливо отмечает Г. П. Горбунов (1934), служит там показателем влияния теплых струй Гольфстрима.

Изложенный нами материал не позволяет согласиться с таким определением зоогеографической природы этого вида. Известно, что на юге он доходит до берегов Дании (Бируля, 1897), а в Норвежском море достигает наивысшей численности и служит объектом интенсивного промысла. Несмотря на широкое распространение в Баренцевом море, численность его даже в южных и юго-западных районах резко снижена и в промысловых количествах он здесь нигде не добывается. Все это служит, по нашему мнению, достаточным основанием, чтобы считать *P. borealis* типичной бореальной, относительно глубоководной формой, в отличие от *P. annulicornis*, являющейся также формой типично бореальной, но прибрежной, сравнительно мелководной.

Возрастной состав баренцевоморской популяции удается установить лишь при довольно детальном биологическом анализе. Дело в том, что при достижении половой зрелости (на 2-м году жизни) особи функционируют сначала в качестве самцов и только на следующий год превращаются в самок (Leopoldseder, 1934; Jägersten, 1935, и др.). Очевидно, и в нашем материале особи, не несущие икры, представляют собой не что иное, как молодых самцов, присоединившихся к популяции взрослых особей в течение прошлого лета. Рассмотрим биологический состав популяции в 1000 особей *P. borealis*, обитающих в юго-восточной части Баренцева моря на глубине 100—180 м в феврале—марте 1950 и 1951 гг.:

Длина тела (мм)		40—50	50—60	60—70	70—80	80—90	90—100	100—110	Итого
1950 г.									
Всего особей		99	114	129	172	374	112	0	1000
Из них размножающихся самок	абс.	0	0	22	86	242	84	0	434
	% .	0	0	17.1	50.0	64.7	75.0	0	43.4
1951 г.									
Всего особей		7	85	50	188	348	301	21	1000
Из них размножающихся самок	абс.	0	0	0	14	224	295	21	554
	% .	0	0	0	7.5	64.4	98.0	100	55.4

Здесь практически имеются 2 возрастные группы: самцов, находящихся на стадии превращения в самок и в большинстве уже имеющих в гонаде развитые овоциты, и более старших икроносных самок.

Даже среди самых крупных особей только 75% являются икроносными самками, а остальные 25%, как показали соответствующие определения,

имеют внешние признаки самцов и в гонадах у них не всегда можно найти овоциты. Следовательно, к концу жизни далеко не все самцы превращаются в самок. На подобное же положение имеются указания и в литературе, сводка которой приводится в работе Торсона (Thorson, 1946). Расмуссен (Rasmussen, 1946) считает, что у западного побережья Норвегии превращение некоторой части самцов в самок происходит только в возрасте $3^1/_2$ лет, а у Шпицбергена, по его мнению, это происходит лишь на 6-м году жизни, при первой половой зрелости самцов в возрасте 4 лет (!).

Размерный состав популяции не остается из года в год постоянным и может существенно изменяться. Так, зимой 1950 г. величина особей колебалась от 40 до 100 мм, а зимой 1951 г. — от 40 до 110 мм (см. стр. 9). Размеры икроносных самок соответственно были от 60 до 100 мм и от 70 до 110 мм. Обращает на себя внимание также значительно большее количество икроносных самок в 1951 г. по сравнению с 1950 г. Живущая у берегов молодь в феврале—марте имеет длину тела от 12 до 30 мм, а большинство — от 20 до 25 мм.

Прежде чем сравнить размеры наших особей с размерами особей из других участков, следует заметить, что в работах всех авторов в качестве длины тела берется общая длина животного вместе с рострумум. Мы отказались от таких измерений по той причине, что очень часто в тралах рострум ломается. Поэтому мы измеряли длину тела от основания глазного стебелька до конца тельсона. Чтобы иметь возможность сравнить наши материалы с данными других авторов, у всех целых экземпляров, кроме этого, измерялась и длина рострума. Измерения показали, что в среднем длина рострума составляет около 21% от общей длины тела. Пользуясь этими сведениями, мы внесли соответствующие поправки в наблюдения других авторов (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение скорости роста *Pandalus borealis* в Норвежском и Баренцевом морях

Возраст	Длина тела (мм)	
	Норвежское море	Баренцево море
5—6 месяцев	51 (65)	20—25
1 год . .	62 (78)	?
$1^1/_2$ года — половозрелые самцы	73 (93)	60—80
$2^1/_2$ года — самцы к моменту превращения в самок	92 (117)	80—100
$3^1/_2$ года — самки	101 (128)	?

Примечание. В скобках даны цифры, опубликованные Иортом и Рудом (Hjort a. Rund, 1938).

Воллебек (Wollebaek, 1908) для побережья Норвегии указывает длину самцов не более 120 мм, а самок — до 160, что, по нашим измерениям, соответствует для самцов около 95 мм и для самок — 126.

В районе губы Дальне-Зеленецкой молодь, начавшая свое существование в июле, к зиме достигает размеров 20—25 мм. Ровно через год, уже будучи самцами на стадии превращения в самок, бóльшая часть особей имеет длину тела от 60 до 70 мм в 1950 г. и от 70 до 80 мм — в 1951 г. Еще через год, уже будучи икроносными самками, большинство особей достигает размера 80—90 (1950 г.) и 90—100 мм (1951 г.). Дальнейший рост самок, видимо, прекращается, и вторично размножаются лишь единичные из них, не различимые по размерам среди размножающихся впервые.

Таким образом, особи южной части Баренцева моря по сравнению с особями побережья южной Норвегии заметно отстают в скорости роста. Исключение представляет молодь, которая с переходом на глубины начинает расти очень интенсивно и по размерам в течение 1-го года жизни догоняет особей с Норвежского побережья, а на следующий год даже перегоняет их. Замедление роста молоди в Баренцевом море, возможно, обусловлено суровыми условиями ее существования в прибрежной зоне Восточного Мурмана.

У побережья южной Норвегии первые икроносные самки появляются в сентябре, а выход личинок наблюдается в феврале—марте (Wollebaek, 1908; Grieg, 1927b), у побережья северной Норвегии икрометание начинается в августе, а личинки выходят в апреле (Grieg, 1927a); наконец, у Шпицбергена икроносные самки добывались уже в июле (Grieg, 1927b). Это дало повод считать, что по мере продвижения креветки на север и восток икрометание начинается раньше и заканчивается позднее.

По нашим наблюдениям, в районе Восточного Мурмана первые икроносные самки появляются в ноябре и весь процесс икрометания растягивается до декабря, протекая при температуре воды не более 4°. Выход личинок в планктон происходит в апреле—мае при температуре воды от —1.3 до +2.5°; личинки ловились в планктоне до августа включительно, в эти же сроки отмечены личинки и у берегов западной Норвегии (Runnstrom, 1932). Интересно, что в сборах с 15 II по 15 III к северу от мыса Канин Нос нами было обнаружено, что вымет личинок уже закончился, и среди множества особей была найдена только одна самка длиной 83 мм с вполне сформировавшимися 802 личинками на плеоподах. В это же время в районе губы Дальне-Зеленецкой самки еще вынашивали зародышей на стадии формирования конечностей и пигментации глаз. Температура придонного слоя воды в районе губы Дальне-Зеленецкой колебалась от 2.15 до 2.60°, севернее мыса Канин Нос от 1.46 до 2.60°, а во время икрометания она была в общем одинакова в обоих случаях, после чего равномерно снижалась в течение всего периода развития икры. Иными словами, развитие зародышей в этих двух участках Баренцева моря протекало практически при одинаковых температурах, но с различной скоростью.

В районе Восточного Мурмана зимой 1950 г. икроносные самки имели длину тела от 64 до 97 мм и вынашивали от 922 до 1679 зародышей, в среднем каждая самка имела длину 92 мм и вынашивала 1227 зародышей (рис. 3).

В 1951 г. размеры икроносных самок были крупнее и колебались от 73 до 101 мм, в среднем 94 мм; увеличилась также и плодовитость: каждая самка вынашивала от 383 до 2461 зародыша, в среднем 1456.

Наконец, зимой 1952/53 г. длина тела размножающихся самок колебалась от 46.5 до 98.5 мм, а плодовитость — от 697 до 2410. Статистическая обработка материалов этого года дала следующие результаты: средняя длина тела размножающихся самок 88.3 ± 0.7 мм; среднее квадратическое отклонение $\pm 8.1 \pm 0.5$ мм и вариационный коэффициент $9.2 \pm 0.5\%$; среднее количество зародышей, вынашиваемых одной самкой, 1352 ± 31; среднее квадратическое отклонение $\pm 374 \pm 22$ и вариационный коэффициент $27.7 \pm 1.7\%$; коэффициент корреляции между плодовитостью и длиной тела $\pm 0.42 \pm 0.07$.

Пользуясь графиком на рис. 4, можно определить, что средний вес одной размножающейся самки за период наблюдений в феврале 1950 г. был 8.30 г, в феврале 1951 г. — 8.75 г и зимой 1952/53 г. — 7.55 г. Соответственно этому на 1 г живого веса образовывалось зародышей в первом случае 148, во втором — 166 и в третьем — 179.

В разные годы на Восточном Мурмане плодовитость самок одного и того же размера может изменяться в довольно широких пределах:

Средняя длина тела (мм)	1949/50 г.	1950/51 г.	1951/52 г.	1952/53 г.
102.5	—	2233	—	—
97.5	1700 (?)	1700	—	2400
92.5	1333	1448	1700	1000 (?)
87.5	1170	1436	1900 (?)	1900
82.5	1175	1136	—	1657
77.5	1100	1300 (?)	—	944
72.5	1000	1300 (?)	—	900

В полном соответствии с этим изменялись количества зародышей, образующихся на единицу живого веса. Следовательно, в течение указанного периода условия жизни *P. borealis* в Баренцевом море способ-

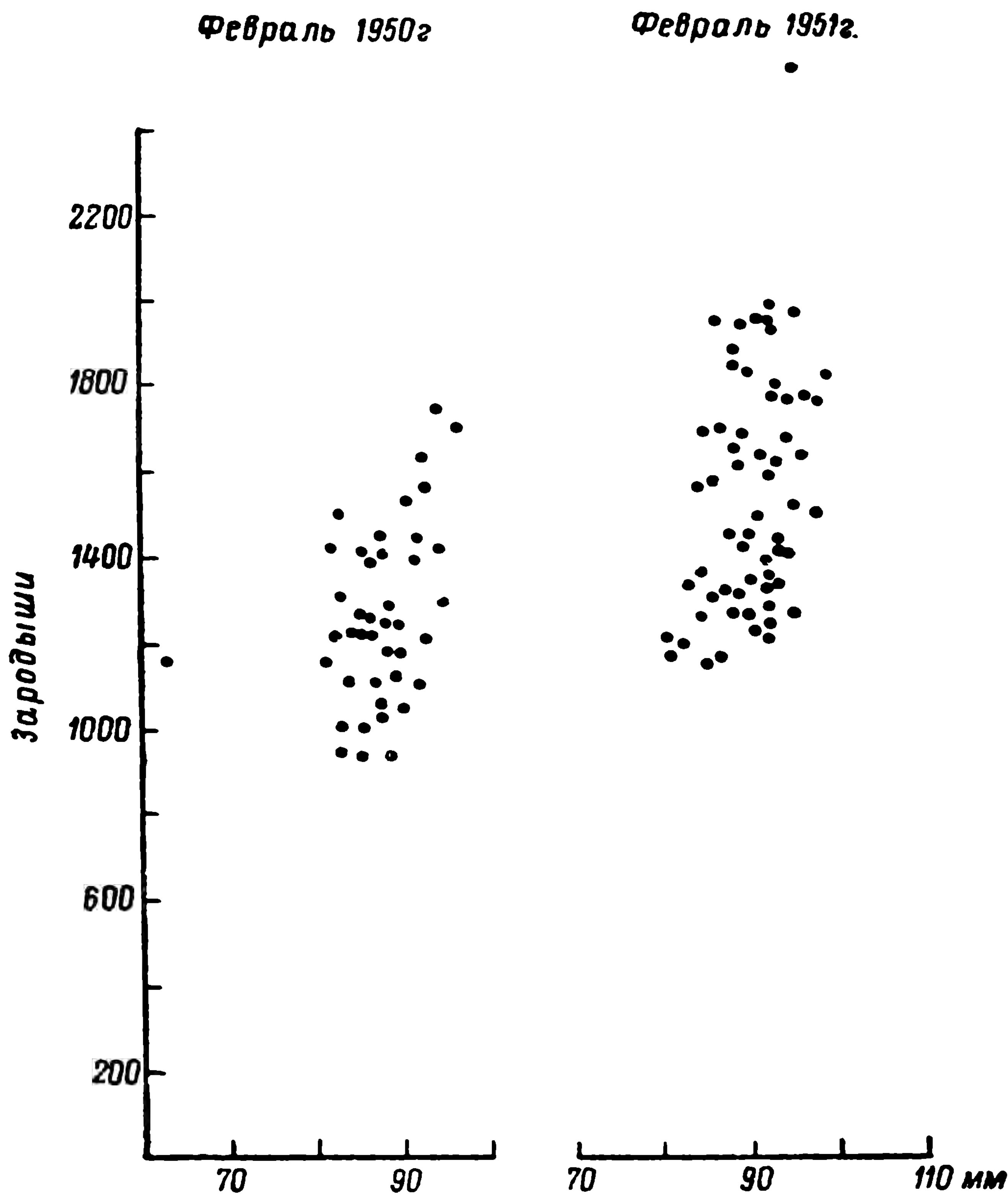


Рис. 3. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Pandalus borealis*, обитающих в прибрежных водах Восточного Мурмана. (На этом рисунке и на следующих, где не оговорено, на оси ординат дается длина тела).

ствовали повышению его биологической активности, что в значительно большей мере выразилось в активизации деятельности половых желез самок, чем в повышении скорости роста тела. Вместе с этим должно быть отмечено, что у мелких самок в 1952/53 г. плодовитость оказалась не большей, а меньшей, чем в предшествующие годы.

Для существования популяции или вида в целом важнейшее значение имеют не столько индивидуальная плодовитость и количество зародышей,

продуцируемых на единицу веса, сколько общее количество зародышей, образующееся в результате жизнедеятельности всех особей. Это общее количество зародышей, кроме индивидуальной плодовитости, определяется еще количеством участвующих в размножении самок. Располагая соот-

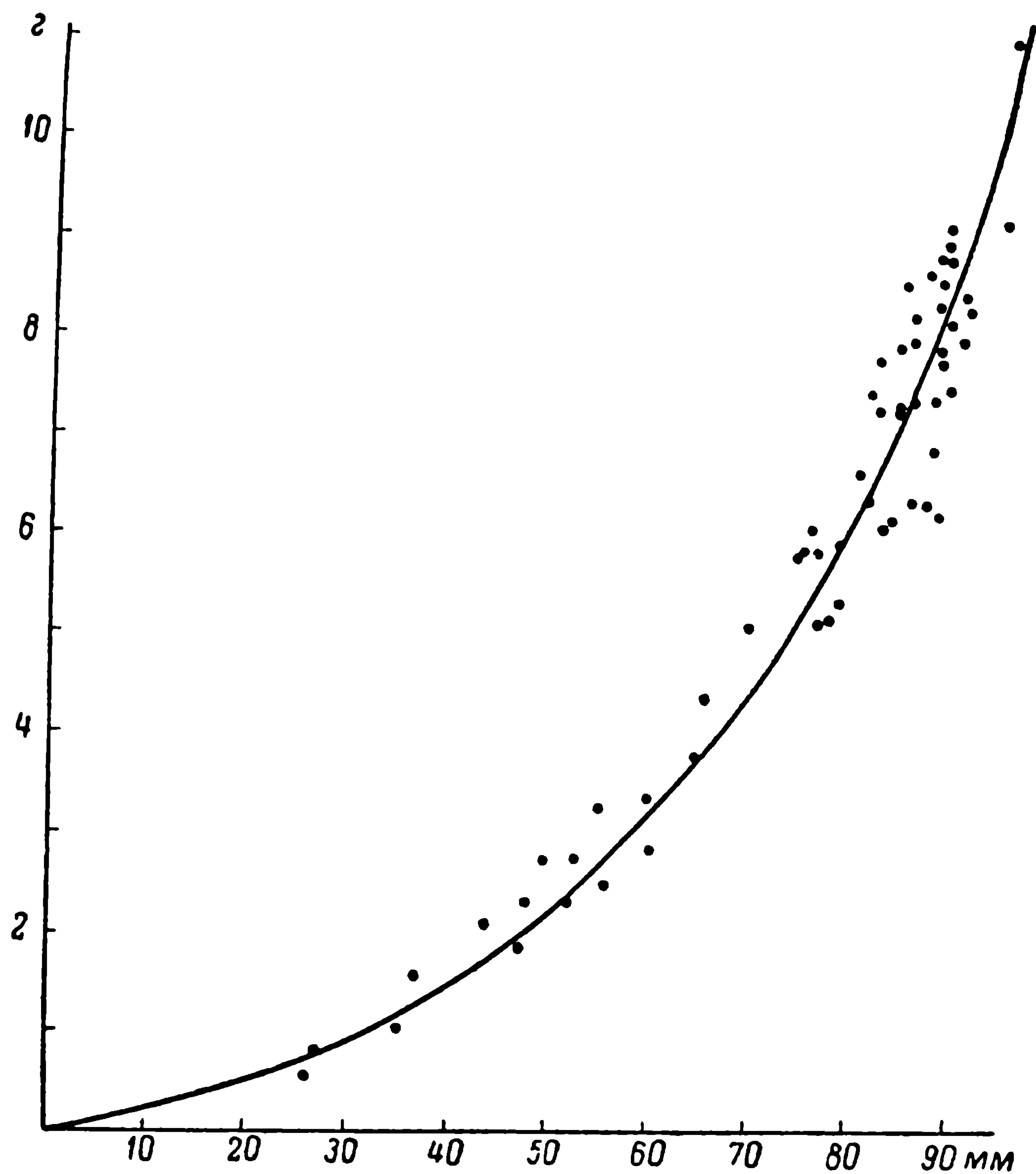


Рис. 4. Длина тела и живой вес *Pandalus borealis*.

ветствующими данными, мы можем определить, что на популяцию в 1000 особей за период с 1949 по 1953 г. количество вынашиваемых зародышей составляло:

	1949/50 г.	1950/51 г.	1951/52 г.	1952/53 г.
Участвовало в размножении самок . . .	478	545	103	245
Количество вынашиваемых зародышей	585500	783500	185400	313200

Сведений о плодовитости креветок в других участках мирового океана, к сожалению, нет.

Материал, собранный к северу от мыса Канин Нос на глубине 96—240 м в феврале—марте 1951 г., позволяет кратко охарактеризовать некоторые особенности восточной популяции *P. borealis*.

Как видно, только очень незначительная часть популяции (17.2%) была представлена особями с внешними признаками самок, 82.8% особей имели внешние признаки самцов, среди которых многие были на стадии превращения в самок и имели в гонадах хорошо развитые овоциты. Интересно, что некоторое количество самых мелких особей имело внешние

признаки самок, что дает основание предполагать, что не всегда впервые размножающиеся особи являются самцами:

Длина тела (мм)	40 — 50	— 60	— 70	— 80	— 90	— 100	Итого
Особи:							
с внешними признаками самок	22	12	0	20	106	12	172
с внешними признаками самцов .	74	96	156	310	180	12	828
Всего особей	96	108	156	330	286	24	1000
Из них особей с развитыми овоцитами в гонадах — абс.	12	24	12	120	204	24	396
Из них особей с развитыми овоцитами в гонадах — %	12.5	22.2	7.7	36.4	71.3	100	

При определенных условиях молодь, видимо, превращается непосредственно в самок, минуя стадию самца. Кроме этого, осмотр особей этой популяции показал, что среди самок почти не было закончивших размножение и подавляющее их большинство к нему приступало впервые. Следовательно, как правило, самки этой популяции размножаются только один раз в жизни. В районе губы Дальне-Зеленецкой самцы на стадии превращения в самок в основном имели размеры от 50 до 70 мм в 1950 г. и от 70 до 80 мм — в 1951 г. К сожалению, отсутствие сведений о времени появления в этом районе молоди не дает возможности судить о скорости ее роста.

В Белом море, как уже сказано, небольшое количество особей было добыто лишь в северной части Горла на глубине 40 м в июне. Температура придонной воды была здесь в это время 3.8°, а соленость 29.5‰. Размерный состав этой популяции следующий:

Длина тела (мм) .	20 — 30	— 40	— 50	— 60	— 79	— 80	Итого
Всего особей .	28	250	432	166	110	14	1000
Особи:							
с внешними признаками самок	14	0	54	28	82	0	178
с внешними признаками самцов	14	250	378	138	28	14	822

Наш материал позволяет определить следующие биологические свойства этого вида в южной и юго-восточной частях Баренцева моря.

1. *P. borealis* — представитель массовых видов ракообразных нижней части сублиторали на глубине более 90 м. Молодь в возрасте менее 1 года живет в непосредственной близости от берегов на глубине от 3 до 10 м.

2. В местообитаниях взрослых *P. borealis* сезонные колебания температуры находятся в пределах от 1.4 до 6.5°, а соленость не опускается ниже 33‰. Молодь в возрасте до 1 года подвергается воздействию температуры от —1.0 до +10.7° и выдерживает снижение солености до 31‰.

3. Половая зрелость наступает в возрасте около $1^1/_2$ лет, причем, как правило, особи сначала функционируют в качестве самцов и лишь в следующем году превращаются в самок. Некоторое число особей может вовсе не превращаться в самок и оставаться самцами в течение всей жизни. Иногда молодь, минуя стадию самца, превращается непосредственно в самок.

4. Самки размножаются один раз в год и не более двух раз в жизни, а максимальная продолжительность жизни особей не превышает 4 лет. В юго-восточной части Баренцева моря продолжительность жизни, видимо, сокращается до 3 лет.

Наиболее крупные особи достигают длины 110 мм.

5. Икрометание происходит в ноябре—декабре при температуре около 4°, а выход личинок в планктон наблюдается в апреле—мае при температуре от 1.5 до 2.5° Весь период инкубации продолжается около 5 месяцев и протекает в условиях постепенного падения температуры от 4 до 1.5°. Соленость в это время практически остается неизменной.

Личинки встречаются в планктоне до августа включительно.

6. Зимняя популяция в 1000 взрослых особей в разные годы имеет в своем составе 434—554 икроносные самки, остальные являются или самцами, или самцами на стадии превращения в самок.

7. За весь период наблюдений средняя длина тела размножающихся самок составляла 87.0 мм, а плодовитость — 1392. В отдельные годы средняя длина тела размножающихся самок колеблется от 80.5 до 90.3 мм, а плодовитость — от 1214 до 1459.

Индивидуальная плодовитость обладает примерно в 3 раза более широкой изменчивостью, чем длина тела размножающихся самок.

8. В северную и в северо-западную части Белого моря *P. borealis* заходит, очевидно, лишь в наиболее благоприятное для него время, но, не выдерживая своеобразных условий существования в этом водоеме, частично погибает, а частично возвращается в Баренцево море.

Pandalus annulicornis Leach

P. annulicornis в Баренцевом море образует массовые поселения вдоль открытого побережья Восточного Мурмана и обычно не уходит далее 8—10 миль от берега, предпочитая, однако, глубины свыше 60 м (рис. 2); лишь небольшое количество особей можно обнаружить в устьевых участках открытых губ на глубине 25—40 м. В закрытых губах и на меньших глубинах не был найден ни разу. По сведениям Воллебека (Wollebaek, 1908), у берегов Норвегии этот вид опускается на глубину до 650 м.

В Белом море в массовых количествах особи этого вида обнаружены нами в северных частях Онежского и Двинского заливов на глубинах от 30 до 60 м, а также в Горле и Воронке на глубинах от 30 до 70 м. К. М. Дерюгин (1928) указывает на массовые скопления *P. annulicornis* на глубине около 78 м в средней части Горла. Из-за отсутствия сборов в прибрежной полосе Восточного Мурмана Дерюгин отмечает значительно более редкую встречаемость *P. annulicornis* в Баренцевом море по сравнению с Белым. Наши обширные сборы в прибрежной десятимильной полосе дают возможность утверждать, что относительная численность этого вида в обоих морях примерно одинакова. В местах массовых скоплений креветок как в Белом, так и в Баренцевом морях попадалось не более 100—150 особей. Наиболее плотные скопления этого вида наблюдались в Баренцевом море зимой — с декабря по апрель, а в Белом море осенью — с конца августа по октябрь (зимних сборов не было). С мая по ноябрь в Баренцевом море и с мая по август в Белом море чаще всего встречаются лишь единичные особи. Весьма возможно, что в течение лета этот вид в основном ведет пелагический образ жизни и поэтому в тралы попадается сравнительно редко. При зимних сборах к северу и востоку от мыса Канин Нос *P. annulicornis* не был найден вовсе, что вполне соответствует утверждению Дерюгина (1928) об отсутствии его к востоку от Горла Белого моря.

Из баренцевоморских сборов за 1948—1953 гг. нами было биометрически обработано 1458 особей, в том числе 452 размножающихся самки. Из беломорского материала биометрической обработке была подвергнута 171 особь, в том числе 29 размножающихся самок.[1] Практически все бе-

[1] Из-за неудачной фиксации многие из этих самок утеряли зародышей, поэтому наши сведения о плодовитости этого вида в Белом море весьма ограничены (всего обработано только 11 самок).

ломорские сборы произведены на глубине от 25 до 100 м, большая часть — на глубине 40—50 м.

В местообитаниях *P. annulicornis* в Баренцевом море сезонные и локальные изменения температуры воды находятся в пределах от —1.3 до +8.9°, соленость не опускается ниже 33.7‰, а содержание растворенного в воде кислорода в разных местах и в разное время года колеблется от 85 до 114% насыщения. В Белом море условия среды в местообитаниях этого вида существенно меняются: сезонные и локальные изменения температуры находятся в пределах от —1.4 до +12°, колебание солености от 24 до 30‰, а содержание растворенного в воде кислорода только с мая по сентябрь изменяется от 80 до 98% насыщения.

Отдельные сведения о биологии и распространении *P. annulicornis* в Норвежском и Северном морях можно найти в ряде работ (Wollebaek, 1908; Jackson, 1913; Grieg, 1927b; Jägersten, 1935; Leloup, 1936; Thorson, 1946; Lebour, 1947). Из этих работ следует, что *P. annulicornis* встречается на глубинах от 0 до 650 м и при температурах от —1.15 до +8.71° Длина тела самых крупных особей достигает 72 мм у самок и 60 мм — у самцов. Детальному изучению биологии этого вида посвящены работы Егерстена и Лелупа. Егерстен, проводивший наблюдения у западного побережья Швеции, утверждает, что около 60% молоди в возрасте 1½ лет функционируют в качестве самцов, а через год, т. е. в возрасте 2½ лет, они превращаются в самок и откладывают икру (так называемые вторичные самки). 30—35% особей уже в возрасте 1½ лет непосредственно развиваются в самок и ими остаются в течение всей жизни (так называемые первичные самки). Общая продолжительность жизни не превышает 4 лет.

Лелуп, проводивший свои наблюдения на бельгийском побережье Северного моря, несколько противоречит Егерстену и доказывает, что особи, функционировавшие в качестве самцов, лишь успевают развить в гонадах оогонии, но полностью в самок не превращаются и в качестве таковых не принимают участия в размножении. Позднее Торсон склоняется к мнению, что Егерстен более прав, чем Лелуп. С нашей точки зрения, правыми могут быть оба автора, так как они работали в разных местах и поэтому могли иметь дело с различными биологическими свойствами одного и того же вида.

Откладывание яиц у берегов Норвегии происходит в ноябре, а развитие их заканчивается в мае—июне. В Северном море икроносные самки встречаются главным образом с февраля по май. Личинки в планктоне прибрежных вод южной Англии добываются в незначительном количестве с февраля по октябрь.

Обратимся теперь к нашим материалам, собранным в южной части Баренцева моря. В немногочисленных летних траловых сборах преобладали особи с длиной тела 45—50 мм, самые мелкие особи имели длину 26 мм, а самые крупные — 58 мм. В летней популяции встречались как самцы, так и самки, причем самки были крупнее самцов. По-видимому, в этом случае популяция состояла из двух возрастных групп: самцов в возрасте около 1 года и имеющих длину тела от 26 до 48 мм, вторичных самок в возрасте около 2 лет с длиной тела от 30 до 58 мм. Весьма возможно, что часть наиболее мелких самок были первичными и имела, следовательно, возраст около 1 года.

В зимней популяции в марте 1951 г. на глубине 180 м в районе губы Дальне-Зеленецкой размеры особей колеблются от 25 до 70 мм.

Среди икроносных самок ясно выражено присутствие двух возрастных групп: размером от 35—40 до 55—60 мм и от 55—60 до 70 мм. Есть все основания предполагать, что 1-я группа самок представлена первичными самками, а 2-я — вторичными; эти самки соответственно имеют возраст 1½ и 2½ года. Кроме этого, в популяции имеются самцы в возрасте

около $1^1/_2$ лет, молодые самцы и первичные самки в возрасте около 6—7 месяцев. Основная масса молоди, по-видимому, обитает отдельно от взрослых:

Длина тела (мм)	Всего особей	Из них размножающихся самок	Особей с признаками самцов
65—70	45	30 (66%)	0
60—65	122	122 (100)	0
55—60	76	61 (80)	8
50—55	167	152 (91)	12
45—50	289	173 (66)	84
40—45	167	60 (36)	97
35—40	61	15 (25)	36
30—35	43	0	28
25—30	30	0	18
Всего	1000	613	283

Вторичные самки, по всей видимости, размножаются один раз в жизни и погибают, следовательно, живут они около 3 лет. У первичных самок еще в период вынашивания зародышей развиваются овоциты, которые к осени созревают и откладываются на плеоподы. Таким образом, в отличие от вторичных самок первичные самки в течение жизни могут размножаться дважды.

В Баренцевом море откладывание яиц начинается обычно в ноябре, а иногда в декабре при температуре воды около 3—5° и завершается в пределах всей популяции не более чем в двух-трехнедельный срок. К концу марта зародыши достигают стадии вполне сформировавшихся личинок, выход которых в планктон происходит в течение ближайшего месяца при температуре воды 1.5—2.5°. Количество яиц, вынашиваемых одной самкой, колеблется от 148 до 2200, а длина тела размножающихся самок — от 38 до 69 мм.

Рассматривая график изменчивости индивидуальной плодовитости (рис. 5), легко заметить 2 хорошо обособленные группы размножающихся самок: 1-я занимает размерные группы до 55 м, а 2-я — свыше 60 мм. Как уже сказано, эти группы являются первичными и вторичными самками. В соответствии с размерами плодовитость самок 1-й группы колеблется от 148 до 1310, а 2-й — от 1185 до 2200. В среднем первичные самки вынашивают 761 зародыш, а вторичные — 1686.

Зимние сборы 1952/53 г. позволяют рассмотреть отдельно некоторые биологические свойства популяции, обитающей в непосредственной близости от берегов, и популяции более открытых частей Баренцева моря, населяющей глубины, превышающие 100 м. Кроме этого, в качестве несколько обособленной популяции можно выделить поселения этого вида в районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос.

На глубине до 100 м с конца декабря до начала апреля температура воды колебалась от 0.30 до 2.82°, составляя в среднем 1.2° Соленость колебалась от 33.0 до 34.5‰, составляя в среднем 34.0‰, а насыщенность воды кислородом — от 78.4 до 104.1%, составляя в среднем 94.6%.

На глубине более 100 м за этот же период средняя температура воды была 1.3°, с колебаниями от 0.69 до 3.46°. Соленость здесь колебалась от 33.9 до 34.6‰ при средней в 34.3‰. Насыщенность воды кислородом изменялась от 80.1 до 101.9% при средней 92.4%.

В районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос массовые поселения *P. annulicornis* расположены на глубине 102—107 м. Соленость и содержание растворенного в воде кислорода были здесь такими же, как и в первых двух случаях. Существенно отличалась лишь температура воды; к концу зимы характерным было сильное охлаждение, когда температура придонного слоя опускалась до —1.34°.

Приводим некоторые результаты статистической обработки материала этих трех популяций *P. annulicornis* (см. Приложение).

Как видно, наиболее крупные и наиболее плодовитые особи обитают в восточном, сильнее всего охлаждаемом зимой и слабее прогреваемом летом районе. Наименьшие размеры тела и наименьшую плодовитость имеют особи, живущие в непосредственной близости к берегам на глубине менее 100 м, где они подвергаются несколько меньшему зимнему охлаждению, но встречаются с самым сильным летним прогреванием.

Рис. 5. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Pandalus annulicornis*, обитающих в прибрежных водах Восточного Мурмана.

Плодовитость во всех трех случаях хорошо коррелирует с длиной тела, но изменчивость длины тела в 3—4 раза меньше изменчивости плодовитости. При изменении длины тела на 1 мм плодовитость в различных популяциях изменяется на 41—69 зародышей.

Пользуясь графиком на рис. 6, можно определить, что средний вес одной размножающейся самки в перечисленных в Приложении популяциях будет 1.90, 2.90 и 4.20 г, т. е. вес и размер тела самок восточной популяции более чем в 2 раза больше, чем самок прибрежной популяции центральной части Мурманского побережья. На 1 г живого веса самки в этих трех популяциях образуется 612, 435 и 332 зародыша. Все только что приведенные сведения показывают, что в прибрежной популяции бо́льшую часть получаемой энергии креветки затрачивают на усиление деятельности гонады, а в восточной — на рост тела. Об этом свидетельствует сравнение плодовитости одинаковых по размерам самок:

Средняя длина тела (мм)	Глубина до 100 м	Глубина более 100 м	Из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос
77.5	—	1700	—
72.5	1900	1860	2100
67.5	1643	1812	1812
62.5	1829	1309	940
57.5	1374	1222	975
52.5	1239	1005	800
47.5	904	967	700
42.5	664	743	—
37.5	433	—	—
32.5	400	—	—

Среди добываемых в период размножения особей икряные самки в среднем составляют на глубине до 100 м 63.1%, на глубине более 100 м — 72.8%, в районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос — 32.9%, в Бассейне и заливах Белого моря — 17.4%. Учитывая индивидуальную

плодовитость самок в перечисленных четырех участках, легко определить, что всего в течение года популяция в 1000 особей дает здесь соответственно 733 200, 925 300, 458 600 и 268 500 зародышей. Сведения для Белого моря, по-видимому, преуменьшены, так как наши сборы захватили здесь лишь начало периода откладки яиц, сведения же для Баренцева моря вполне достоверны. Несмотря на некоторое снижение индивидуальной плодовитости, популяция на глубине более 100 м дает в целом наибольшее количество зародышей, в восточной же популяции снижение индивидуальной плодовитости еще дополняется уменьшением числа размножающихся самок, в итоге общая плодовитость популяции резко сокращается.

Попутно заметим, что половая зрелость у особей прибрежной популяции наступает, очевидно, при более мелких размерах тела, чем у особей популяции открытого моря и особенно восточной популяции. Выше было показано, что средняя длина тела самых мелких размножающихся самок в прибрежной популяции составляет 32.5 мм (вес около 0.60 г), в популяции открытого моря — 42.5 мм (вес около 1.15 г), а в восточной популяции — 47.5 мм (вес около 1.60 г). И этот факт свидетельствует о затухании интенсивности деятельности гонады по мере перехода особей на большие глубины и на восток.

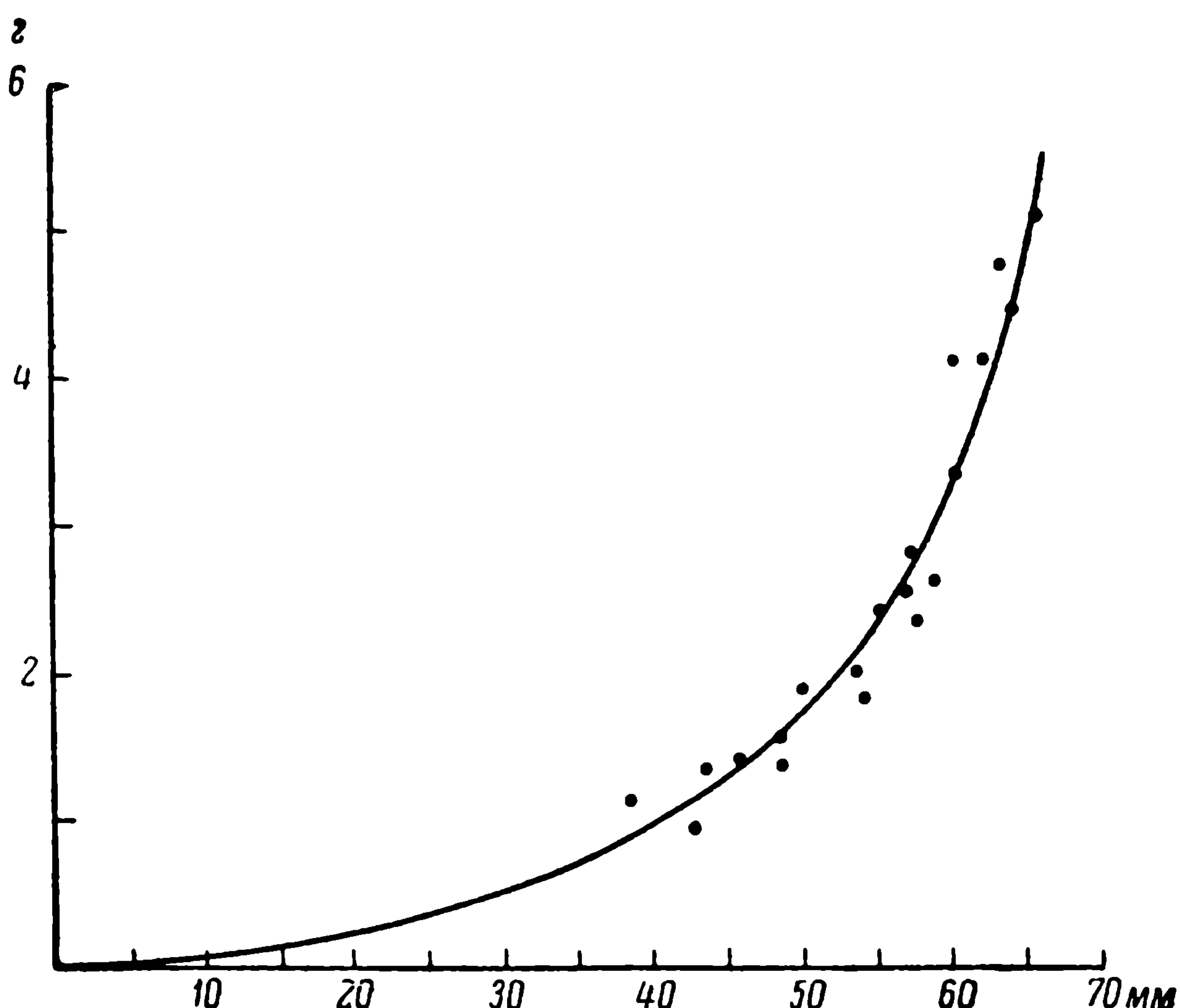


Рис. 6. Длина тела и живой вес *Pandalus annulicornis*.

В Белом море самки со свежеотложенной икрой начинают встречаться с середины сентября при температуре воды от 7.0 до 11.6°, т. е. на 2 месяца раньше и при температуре воды в 2—3 раза более высокой, чем в Баренцевом море. Из беломорских сборов нам удалось обработать небольшое количество икроносных самок, длина тела которых была от 55 до 64 мм; каждая самка вынашивала от 1090 до 1965 зародышей, в среднем 1543, т. е. плодовитость беломорских самок близка к плодовитости вторичных самок Баренцева моря.

Представляет интерес решить вопрос о возрастном составе беломорской популяции. По сборам, проведенным в августе—сентябре 1950 г. в северной части Онежского залива, можно с достаточным основанием утверждать, что популяция состоит из двух возрастных групп.

Эти группы представлены небольшим количеством молоди, не имеющей определенных половых признаков, и родившимися текущим летом (бо́льшая часть молоди живет отдельно от популяции взрослых), а также основной частью популяции, состоящей из взрослых самцов и самок. Молодь рождения текущего года имела длину тела от 20 до 40—45 мм, а взрослые — больше 40—45 мм. Однако группа взрослых особей состоит в свою очередь из более мелких самцов с максимумом в размерной группе 45—50 мм и более крупных самок, количество которых заметно возрастает в размерных группах выше 60 мм. Возрастание числа икроносных самок в размерной группе 70—75 мм свидетельствует о том, что здесь происходит накопление особей, уже не растущих, но еще не потерявших способности

к размножению. Это значит, что среди беломорских самок имеется 2 (а может быть, и больше) возрастные группы: основной массы впервые размножающихся и некоторой части вторично размножающихся:

Длина тела (мм)	Всего особей	Из них икроносных самок со зрелыми овоцитами (%)	Самцов (%)	Особей, не имеющих определенных половых признаков (%)
70—75	54	86	9	5
65—70	131	76	18	6
60—65	200	73	27	0
55—60	115	40	47	13
50—55	110	50	43	7
45—50	106	7	93	0
40—45	125	6	63	31
35—40	90	8	16	76
30—35	54	0	0	100
25—30	8	0	0	100
20—25	7	0	0	100

Анализ размерного состава группы беломорских самцов и самок по существу не оставляет сомнения в том, что все размножающиеся здесь самки являются первичными самками, а вторичных самок вообще не бывает. В этом состоит важное биологическое отличие беломорской популяции от популяций Баренцева, Норвежского и Северного морей.

Имеющийся материал позволяет установить следующие черты биологии *P. annulicornis* в Баренцевом и Белом морях.

1. *P. annulicornis* в Баренцевом море живет на глубинах от 25 до 200 м и более, в отличие от *P. borealis* взрослые особи встречаются в непосредственной близости от берегов. В Белом море этот вид обитает как у берегов, так и в открытой части на глубинах от 30 до 78 м.

В местообитаниях *P. annulicornis* в Баренцевом море локальные и сезонные колебания температуры находятся в пределах от —1.3 до +8.9°, соленость не опускается ниже 33.0‰, а содержание растворенного в воде кислорода составляет от 78.4 до 114% насыщения. В Белом море температура воды в местообитаниях этого вида колеблется от —1.4 до +10—12°, соленость изменяется от 24 до 30‰, а содержание растворенного в воде кислорода летом — от 80 до 98% насыщения.

2. Половая зрелость наступает в Баренцевом море в начале 2-го года жизни, причем значительная часть размножающихся самок является первичными самками, т. е. достигающими половой зрелости, минуя стадию самца. Меньшая часть самок приступает к размножению, пройдя стадию самца, т. е. на 3-м году жизни.

В Белом море вторичные самки, видимо, отсутствуют вовсе, а все особи достигают половой зрелости на 2-м году жизни, функционируя либо в качестве самцов, либо в качестве самок.

Первичные самки в обоих морях растут быстрее самцов.

3. В Баренцевом море вторичные самки обычно размножаются один раз в жизни и продолжительность жизни их около 3 лет. Первичные самки могут размножаться дважды в жизни и живут столько же, сколько вторичные самки.

В Белом море имеются только первичные самки, живущие до 3 лет и размножающиеся дважды в жизни.

Самые крупные особи в Баренцевом море имеют длину тела до 70 мм, а в Белом море — до 75 мм. Зимой 1952/53 г. в Баренцевом море были добыты один самец с длиной тела 91 мм и 4 самки с длиной тела 84—96 мм; по-видимому, это были особи на 4—5-м году жизни.

4. Икрометание в Баренцевом море происходит в ноябре—декабре при температуре 3—5°: личинки выходят в планктон в апреле при темпе-

ратуре от —1.3 до +2.5°. Все развитие идет при постепенно снижающихся в указанных пределах температурах.

В Белом море откладывание яиц наблюдалось в сентябре при температуре 7.0—11.6° Выход личинок в планктон происходит, видимо, в мае при температуре около —1°. Бо́льшую часть времени развитие идет при отрицательных температурах.

5. В Баренцевом море популяция в 1000 особей содержит 613 икроносных самок. В 1948—1951 гг. длина тела первичных самок колебалась от 38 до 55 мм, а плодовитость — от 148 до 1310 зародышей, в среднем каждая самка вынашивала 751 личинку. Вторичные самки имели длину от 60 до 69 мм и вынашивали от 1185 до 2260 зародышей, в среднем 1696.

6. Зимой 1952/53 г. первичные и вторичные самки в популяции были неразличимы. Средняя длина тела размножающихся самок в этом году на глубине до 100 м была 52.3 мм, а плодовитость—1162. Самыми крупными и самыми плодовитыми были самки из восточной части ареала: средняя длина тела 62.9 мм и плодовитость 1397.

7. В Белом море длина тела размножающихся самок колебалась от 55 до 64 мм, а плодовитость — от 1090 до 1965, в среднем каждая самка вынашивала 1543 зародыша, т. е. размеры и плодовитость первичных самок в Белом море значительно выше, чем в Баренцевом.

Spirontocaris spinus (Sowerby)

В Баренцевом море массовые поселения *S. spinus* тянутся узкой полосой вдоль всего побережья Восточного Мурмана, только в зоне встречи теплых и холодных водных масс (между 32-м и 38-м меридианами) он поднимается почти до 76° с. ш. В районе мыса Святой Нос эта полоса массовых поселений раздваивается: с одной стороны, она идет в Горло и южные части Белого моря, а с другой — через Канинско-Колгуевское мелководье переходит к берегам Новой Земли, вдоль которых поднимается снова до 76° с. ш. Небольшие поселения имеются также в прибрежных участках Земли Франца-Иосифа и Шпицбергена (рис. 7).

В губах Восточного Мурмана *S. spinus* встречается не всегда и более обычен в открытом море на расстоянии 2—10 миль от берега на глубинах до 210 м. Вместе с этим нередко значительное количество особей может быть добыто в открытых губах (Териберская, Ярнышная) или в проливах между островами и материком на глубинах от 13 до 50 м. Более широкое распространение этого вида в открытом море, чем в водах, непосредственно омывающих берега Восточного Мурмана, сочетается здесь с наименьшей плотностью поселений. Наибольшая плотность скопления *S. spinus* наблюдается у берегов зимой.

В Белом море *S. spinus* в небольшом количестве был добыт в Онежском и Кандалакшском заливах на глубинах 12—40 м. Несколько увеличивается численность этого вида в Бассейне, особенно в районе, непосредственно примыкающем к Горлу, на глубинах от 30 до 70 м.

В Баренцевом море нами всего было добыто и обработано 2095 особей, в том числе 315 размножающихся самок. В Белом море собрано и обработано 132 особи, в том числе только 10 размножающихся самок.

В местообитаниях этого вида в Баренцевом море температура воды в различных участках и в разное время года колеблется от —1.3 до +8.9°, преимущественно же от 1.5 до 5° Соленость никогда не падает ниже 33‰, а содержание растворенного в воде кислорода изменяется от 76.4 до 108% насыщения. В Белом море колебания всех факторов среды более резки: температура изменяется от —1.4 до +14°, соленость — от 24 до 30‰, содержание растворенного в воде кислорода — от 80 до 98% насыщения (летом).

Сведения о биологии *S. spinus* в литературе отсутствуют; имеются лишь указания в работах К. М. Дерюгина (1915, 1928) о распределении его в Кольском заливе на глубине от 3 до 170 саженей (6.3—357 м), а в Белом море — на глубине от 16 до 60 м. Кроме этого, Дерюгин указывает, что в Кольском заливе икроносные самки встречаются летом (!?).

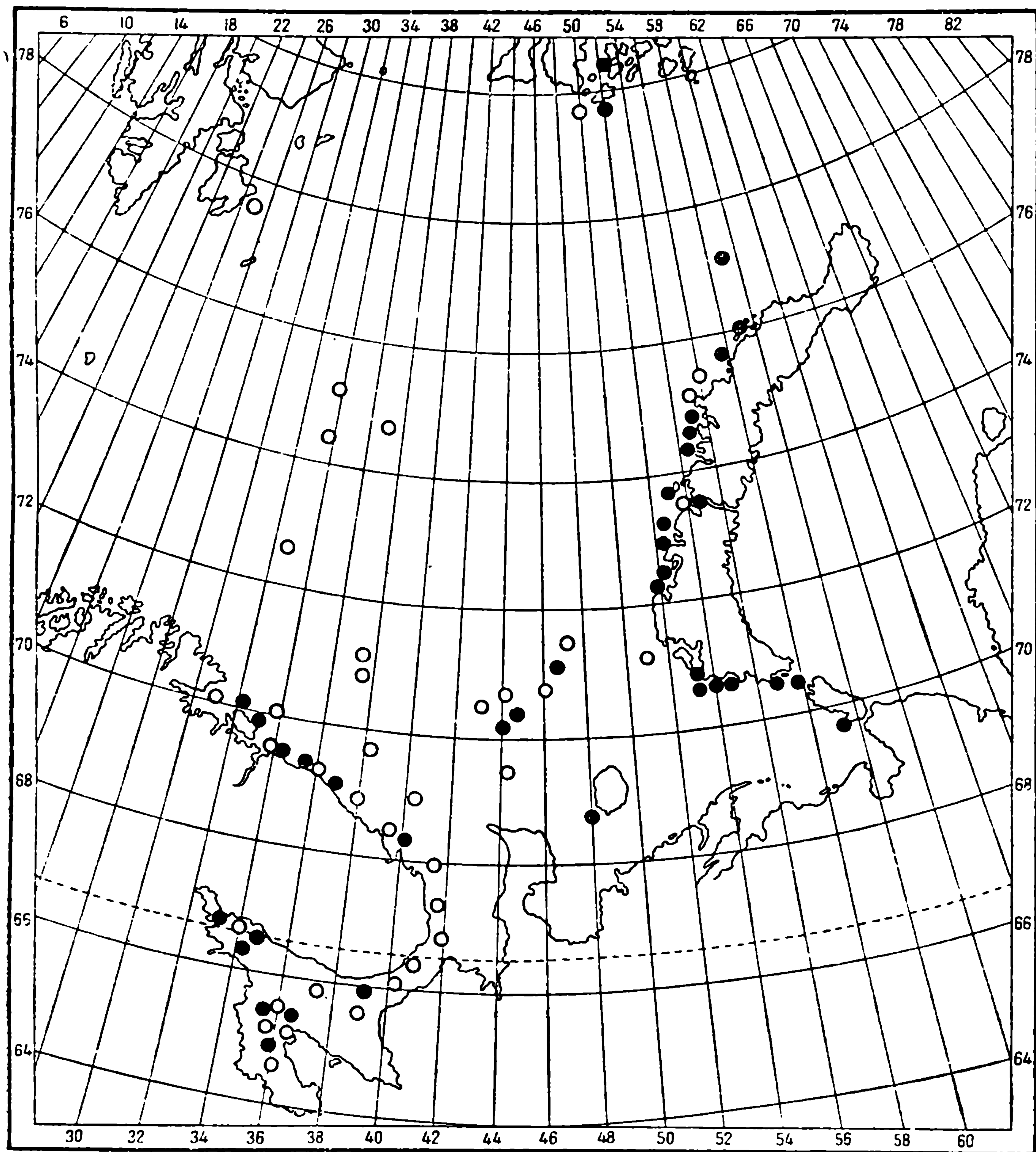


Рис. 7. Распространение *Spirontocaris spinus* (*светлые кружки*) и *S. turgida* (*темные кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

В Баренцевом море (район губы Дальне-Зеленецкой, глубина 120—150 м, 1950—1951 гг.) самые крупные особи обычно встречаются в июне, в остальное время года длина их тела чаще всего не превышает 34 мм:

Длина тела (мм)	10 — 15	— 20	— 25	— 30	— 35	— 40
IV	0	0	277	667	56	0
V	14	42	243	667	14	0
VI	0	82	112	436	342	28
VIII	0	91	545	273	91	0
XI	0	114	332	294	260	0
XII	0	28	280	507	185	0
III	0	27	216	647	110	0

Молодь длиной от 10 до 20 мм появляется в популяции уже в мае; затем эта молодь довольно быстро растет и к осени достигает половой зре-

лости. Сезонные изменения размерного состава популяции говорят о том, что продолжительность жизни основной массы особей *S. spinus* немногим более одного года; особи, закончившие размножение весной, живут, видимо, до июня—июля и затем уступают свое место новому поколению. Лишь очень малое количество их доживает до осени и размножается вторично. Интересно, что у всех самок, закончивших размножение весной, в течение июня и июля идет интенсивное развитие гонад, но по каким-то причинам овоциты оказываются нежизнеспособными и в большинстве своем погибают до начала размножения. Таким образом, максимальная продолжительность жизни особей этого вида в Баренцевом море обычно не превышает 2 лет.

Развитие гонад идет вместе с ростом молоди. К концу лета овоциты достигают диаметра 0.75 мм, а в октябре при температуре около 4—7° появляются первые самки с отложенной на плеоподах зеленоватой икрой, а уже в декабре зародыши имеют хорошо пигментированные глаза. На этой стадии развитие замедляется, и полностью сформировавшихся эмбрионов в яйцевых оболочках можно найти только в апреле. С этого времени при температуре от —1.3 до +2.5° начинается выход личинок, заканчивающийся к середине мая, а в конце мая уже появляется молодь. Некоторая часть закончивших размножение самок не погибает и может приступить к размножению вторично.

В Белом море цикл размножения, видимо, существенно изменяется: в Кандалакшском заливе на глубине 16 м уже в середине июня нам удавалось добыть икроносных самок с зародышами на ранних стадиях дробления; такие самки в Онежском и Двинском заливах встретились лишь во второй половине сентября на глубине 30—46 м при температуре 3.7—11.5° и солености 26—28‰. Зимних сборов здесь не было.

В Баренцевом море самки, отложившие яйца осенью 1949 г., имели длину тела от 21 до 34 мм и вынашивали от 32 до 311 зародышей, в среднем каждая самка вынашивала 149 зародышей. Длина тела размножающихся самок колебалась от 24 до 32 мм, и каждая самка вынашивала от 57 до 231 зародыша, в среднем 138 (рис. 8). Наконец, зимой 1951/52 г. самки имели размер от 17.1 до 31.6 мм и вынашивали от 41 до 282 зародышей, в среднем 144.

Более детальный анализ биологических особенностей *S. spinus* произведен на материале зимних сборов 1952/53 г., с декабря по апрель:

Место сбора	Всего особей	Среднее количество особей, добываемых за одно траление	Процент размножающихся самок
Глубина более 100 м .	321	14	16.5
Глубина от 50 до 100 м	249	17	32.1
Глубина 50 м .	196	20	59.2
В районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос	27	7	51.9

Очевидно, что в течение зимы более плотные поселения с преобладающим числом размножающихся самок *S. spinus* образует в водах, непосредственно омывающих берега на глубине до 50 м. На глубине более 100 м поселения имеют значительно меньшую плотность и содержат в своем составе минимальное количество размножающихся самок. Для восточной части ареала характерна наименьшая плотность поселений при относительно большом количестве размножающихся самок.

С декабря 1952 г. до середины апреля 1953 г. условия внешней среды в перечисленных четырех участках ареала были следующие:

	Глубина менее 50 м	Глубина от 50 до 100 м	Глубина более 100 м	В районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос
Температура (° C):				
средняя	1.4	1.4	1.4	—0.5
пределы колебаний	0.6—2.6	0.4—3.2	0.7—3.5	от 1.3 до —0.1
Соленость средняя (‰)	—	33.9	34.3	34.1
Насыщенность кислородом (%):				
средняя . .	—	95.5	90.0	96.4
пределы колебаний	—	81.9—108.0	76.4—101.9	98.0—100.1

Как видно, лишь восточная часть ареала заметно отличается от других сильным зимним охлаждением и некоторым повышением средней насыщенности воды кислородом. Соленость во всех частях ареала, по существу, была одинаковой. К этому добавим, что более значительные различия условий существования в выделенных нами участках можно наблюдать при сравнении амплитуды сезонных колебаний температуры. Например, на глубинах до 50 м амплитуда сезонных колебаний температуры может достигать 6°, на глубинах до 100 м — 4° и на глубинах более 100 м — только 2—2.5° В восточной части ареала наряду с сильным зимним охлаждением наблюдается и наименьшее летнее прогревание. В соответствии с характером сезонных изменений температуры находятся и изменения многих других факторов внешней среды. Естественно, что такие различия в условиях существования не могут не сказываться и на биологических свойствах живущих здесь особей.

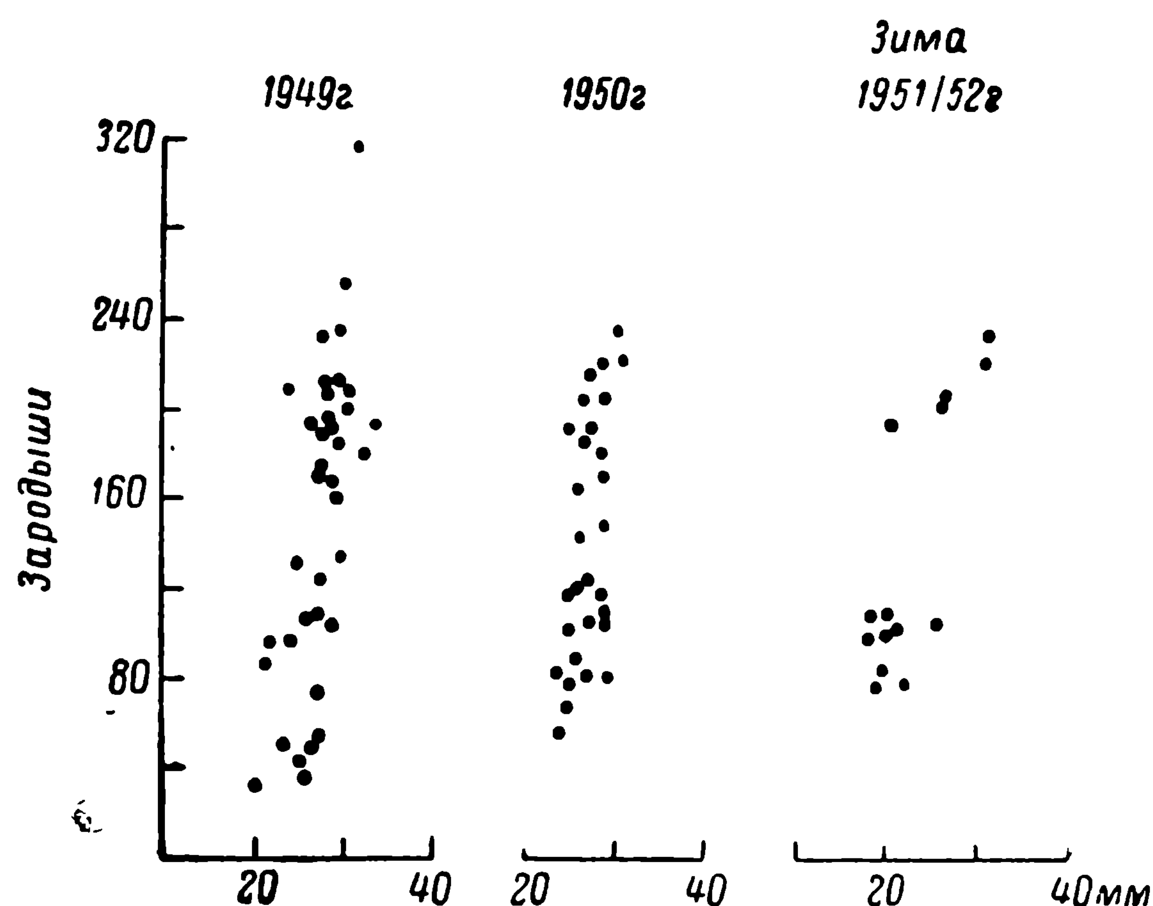


Рис. 8. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Spirontocaris spinus*, обитающих в прибрежных водах Восточного Мурмана.

Приводим результаты статистической обработки материалов зимних сборов 1952/53 г. (см. Приложение).

В восточной части ареала размножающихся самок было добыто мало, поэтому статистической обработке этот материал не подвергался. Укажем лишь, что длина тела размножающихся самок колебалась здесь от 21.7 до 42.3 мм, составляя в среднем 32.9 мм. Плодовитость этих самок колебалась от 63 до 493, в среднем каждая самка вынашивала 223 зародыша. Это дает основание предполагать, что наиболее крупными и наиболее плодовитыми являются самки именно из восточной части ареала, подвергающейся самому сильному зимнему охлаждению и самому слабому летнему прогреванию.

В районе, прилегающем к центральной части побережья Восточного Мурмана, более крупные и сравнительно мало плодовитые самки встре-

чены на глубине более 100 м. Самые мелкие и наиболее плодовитые самки живут здесь на глубине не более 50 м. Иными словами, изменения плодовитости и размеров тела (следовательно, и скорости роста) размножающихся самок идут в противоположных направлениях: увеличение размеров тела сопровождается падением плодовитости и, наоборот, уменьшение размеров тела сопровождается возрастанием плодовитости. В пределах же каждой из этих популяций наблюдается довольно четкая прямая корреляция между размером тела и плодовитостью. Рост и развитие молоди, как уже сказано, протекают у *S. spinus* с мая по октябрь, следовательно, биологические свойства особей в значительной мере определяются именно условиями этого периода года. Для популяции, населяющей глубины до 50 м, условия внешней среды характеризуются наибольшим (и более ранним) летним прогреванием и наиболее высокой амплитудой колебаний всех факторов. С глубиной летнее прогревание ослабевает и наступление его все более и более запаздывает, а амплитуда колебаний факторов внешней среды доходит до минимума. Нередко прогревание достигает глубинных слоев уже после откладывания икры, т. е. после окончания роста и развития молоди. Все это дает основание предполагать, что некоторое усиление колебаний условий внешней среды, более раннее и более сильное летнее прогревание (в период роста и развития молоди) одновременно тормозят рост и способствуют повышению плодовитости. Снижение же степени летнего прогревания, более позднее его наступление и ослабление колебаний факторов внешней среды обусловливают ускорение роста и снижение плодовитости.

Размах изменчивости длины тела во всех случаях значительно меньше, чем плодовитости: вариационный коэффициент плодовитости в 4—10 раз больше вариационного коэффициента длины тела размножающихся самок.

В Белом море нам удалось собрать лишь 10 икроносных самок, имевших длину тела от 38 до 49 мм, в среднем 45.4 мм, и вынашивавших от 405 до 940 зародышей, в среднем каждая самка вынашивала 591 зародыша, т. е. размеры и плодовитость у беломорских самок значительно выше, чем у баренцевоморских.[1] Попутно укажем, что, по материалам, обработанным Гурвичем, у западного побережья Новой Земли на глубинах от 68 до 153 м длина тела размножающихся самок колеблется от 51 до 66 мм и каждая самка вынашивает от 586 до 970 зародышей, в среднем 753 (материал был добыт в августе, и зародыши в это время уже находились на стадии формирования глаз и конечностей).

Сравнивая плодовитость особей различных популяций при одной и той же длине тела, можно видеть, что в Баренцевом море интенсивность деятельности половых желез самок возрастает по мере выхода на меньшие глубины. Ввиду ограниченности материала для Белого моря приводятся предварительные сведения, но они свидетельствуют скорее о том, что деятельность гонады здесь протекает, пожалуй, менее интенсивно, чем рост тела. Чтобы убедиться в этом, сравним количества зародышей, продуцируемых самками этих четырех популяций на каждый грамм живого веса. Средний вес самок, определяемый при помощи графика на рис. 9, соответственно будет: 0.65, 0.50, 0.49, 1.04. Если учесть среднюю плодовитость самок различных популяций, то на 1 г живого веса образуется зародышей: 238, 294, 372, 214, т. е. наиболее интенсивна деятельность гонады у самок

[1] В августе 1957 г. в устьевой части губы Чупы (Кандалакшский залив) на глубине 40 м и при температуре воды около 0.9° было добыто несколько экземпляров этого вида, среди которых оказалась одна самка с длиной тела 56.5 мм. Эта самка имела в гонаде около 1200 зрелых овоцитов. Следовательно, приведенные в тексте размеры тела и степень плодовитости беломорских особей далеко не максимально возможные.

прибрежной популяции Баренцева моря, хотя индивидуальная плодовитость их более чем в 3 раза меньше таковой беломорских. По мере отхода на глубины деятельность гонады постепенно затухает (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение плодовитости самок различных популяций *Spirontocaris spinus* при одной и той же длине тела

Средняя длина тела (мм)	Баренцево море			Бассейн и заливы Белого моря
	глубина более 100 м	глубина от 50 до 100 м	глубина до 50 м	
47.5	—	—	—	735
42.5	—	—	—	421
37.5	353	—	360	611
32.5	191	233	290	—
27.5	140	149	207	—
22.5	80	110	128	—
17.5	60	—	87	—

Отметим тот факт, что в Баренцевом море средняя длина тела самых мелких размножающихся самок составляет 17.5 мм, в Бассейне и заливах Белого моря — не менее 37.5 мм. Правда, в Белом море удалось добыть лишь незначительное число размножающихся самок; возможно, что при дальнейших сборах длина тела самых мелких самок окажется меньшей, но их значительно более крупные размеры по сравнению с размерами самок из Баренцева моря, несомненно, останутся.

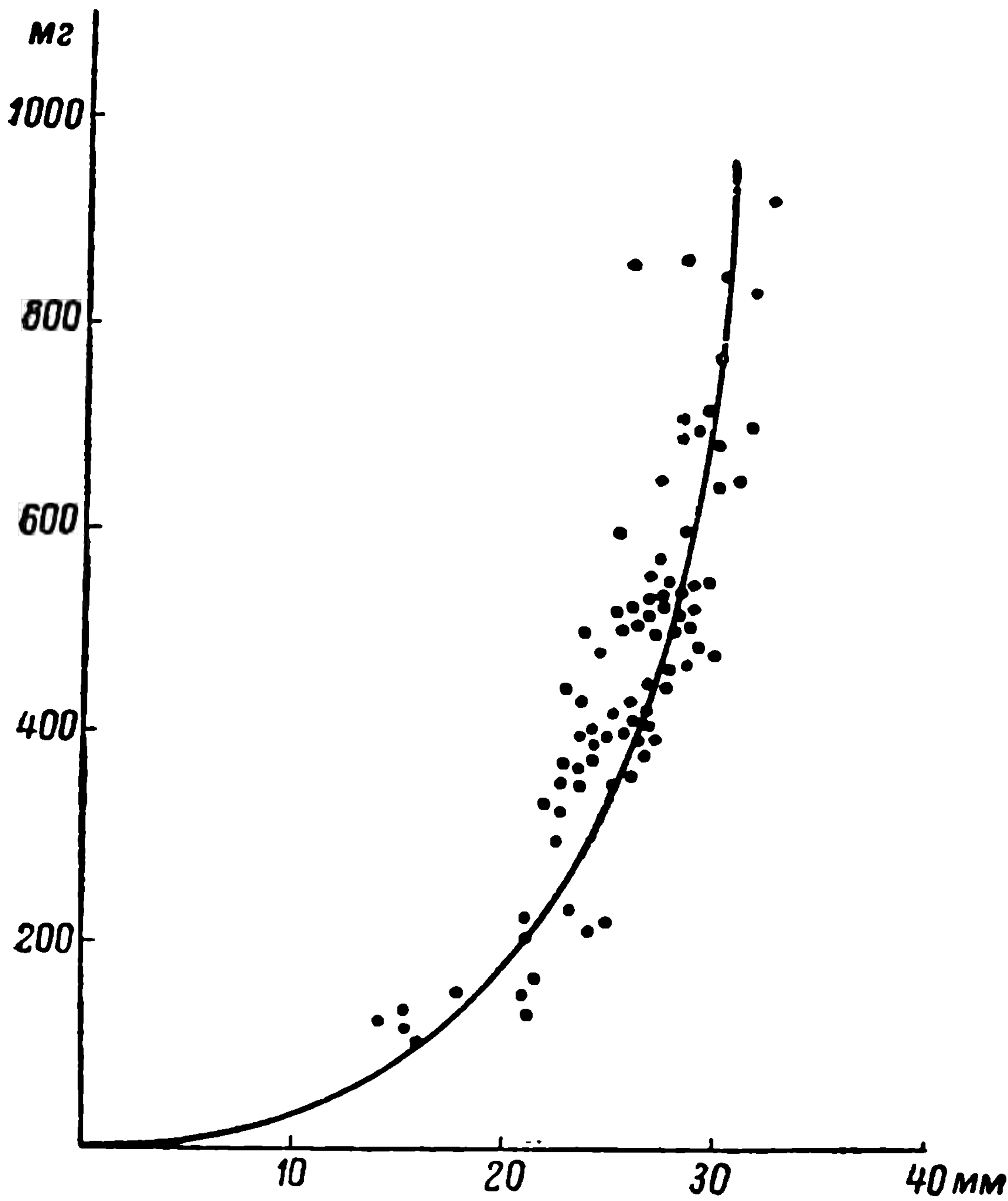


Рис. 9. Длина тела и живой вес *Spirontocaris spinus*.

В Баренцевом море на каждую тысячу добываемых в период размножения особей икряные самки составляли: на глубине до 50 м — 580, на глубине 50—100 м — 624, на глубине более 100 м — 581, а у восточной части района наших исследований — 518. В Бассейне и заливах Белого моря на каждую тысячу добываемых особей приходилось (в начале периода откладки яиц) 555 икряных самок. Зная индивидуальную плодовитость самок перечисленных популяций, можно определить, что на каждую тысячу живущих в период инкубации особей вынашивалось соответственно: 105 600, 91 700, 80 100, 115 000 и 328 000 зародышей. Наибольшее количество зародышей дает, как это видно, беломорская популяция, тогда как численность этого вида здесь меньше, чем в Баренцевом море.

Наш материал позволяет отметить следующие характерные черты биологии *S. spinus*.

1. В Баренцевом море *S. spinus* встречается на глубинах от 13 до 210 м. Наиболее широко он распространен на глубинах более 100 м, но образует здесь поселения небольшой плотности. На глубине до 50 м этот вид встречается не всегда, но образует поселения наибольшей плотности. В его местообитаниях температура воды колеблется от —1.3 до +8.9°, преимущественно же от 1.5 до 5°. Соленость не опускается ниже 33—34‰, а содержание растворенного в воде кислорода колеблется от 76.4 до 108% насыщения.

В Белом море *S. spinus* живет на глубинах от 12 до 70 м и подвергается воздействию температур от —1.4 до +14°, солености от 24 до 30‰ и содержанию кислорода (в летний период) от 80 до 98% насыщения.

2. Половая зрелость самцов и самок наступает в возрасте 4—6 месяцев. Подавляющее большинство особей живет немногим более одного года, лишь единичные, возможно, доживают до 2 лет.

То же самое относится, видимо, и к особям беломорской популяции.

В юго-восточной части Баренцева моря самые крупные особи имеют длину тела 42.9 мм, в районе Новой Земли — 66 мм, в Белом море — 49 мм. Учитывая одинаковую продолжительность жизни в этих трех участках, следует признать, что скорость роста в Белом море выше, чем в южной и юго-восточной частях Баренцева моря.

3. В Баренцевом море откладывание яиц происходит в октябре при температурах 4—7°, а развитие заканчивается в апреле при температуре от —1.3 до +2.5°. Молодь появляется в мае.

В Белом море икрометание бывает летом (в июне) и осенью (в сентябре—октябре) при температурах от 3.7 до 11.6°.

4. В южной и юго-восточной частях Баренцева моря длина тела размножающихся самок в разных условиях и в разные годы колеблется от 17 до 42.9 мм, а средняя плодовитость — от 138 до 223 зародышей.

В районе Новой Земли самки имеют длину от 51 до 66 мм и среднюю плодовитость 753 зародыша.

В Белом море самки имеют размер от 39 до 49 мм и вынашивают в среднем 591 зародыш.

Наиболее мелкими и наименее плодовитыми оказываются самки южной и юго-восточной частей Баренцева моря.

5. В пределах района, прилегающего к центральной части побережья Восточного Мурмана, самые мелкие и наиболее плодовитые особи живут на глубине до 50 м. Здесь и наиболее плотные поселения этого вида. Наиболее крупные и сравнительно мало плодовитые самки живут на глубине более 100 м. Поселения *S. spinus* в этих условиях наименее плотные.

Spirontocaris turgida (Kröyer)

В Баренцевом море *S. turgida* довольно широко распространен в самых прибрежных водах Восточного Мурмана, через Канинско-Колгуевское мелководье его поселения идут к берегам Новой Земли, вдоль которых поднимаются до 76° с. ш. Затем он встречен между северной оконечностью Новой Земли и Землей Франца-Иосифа на глубине около 100 м, в бухте Тихой и у мыса Флора (рис. 7).

В районе наших исследований этот вид обычно не опускается глубже 25 м и преимущественно живет в зарослях ламинарий и десмарестии, где в некоторые годы (например, в 1939/40 и в 1949/50) скоплялся в значительных количествах. Чаще же всего встречаются единичные особи или небольшие группы. Летом всегда добывается с трудом и в меньшем числе, чем зимой.

В местообитаниях *S. turgida* температура колеблется от —1.0 до +13°; соленость здесь бо́льшую часть года не ниже 33—34$^{0}/_{00}$ и лишь на короткий период (весной) может снижаться до 30—31$^{0}/_{00}$. Содержание растворенного в воде кислорода обычно не ниже 100% насыщения. По этому виду нами собран и обработан сравнительно небольшой материал: 216 особей из Баренцева моря, в том числе 106 размножающихся самок, и 71 особь из Белого моря, в том числе размножающихся самок только 21. В Баренцевом море 174 особи добыто на глубине менее 10 м, 33 особи — от 10 до 100 м и 4 особи — более 100 м.

В Белом море этот вид известен в южной части Горла, в Кандалакшском и в Онежском заливах. В наших сборах он обнаружен только в западной части Кандалакшского залива на глубине от 10 до 21 м, где и было добыто указанное число особей. Сезонные колебания температуры здесь находятся в пределах от —1.4 до +14°, а солености 25—30$^{0}/_{00}$. В обоих морях *S. turgida* является типичным мелководным обитателем.

На Восточном Мурмане самые крупные особи имеют длину тела не более 26—30 мм, но в отдельные годы (например, в 1939—1940) встречались до 43 мм. В феврале—марте 1950 г. в прибрежной зоне на глубине 6—8 м в зарослях десмарестии популяция в 1000 особей имела следующий состав:

Длина тела (мм)	8—10	—12	—14	—16	—18	—20	—22	—24	Итого
Всего особей	21	219	126	94	123	143	198	76	1000
Из них размножающихся самок	0	0	0	0	21	143	198	74	436

Анализ размерного состава популяции показывает наличие в ней не менее двух размерных групп. В зимней популяции неразмножающиеся особи (часть из которых истекшей осенью, возможно, функционировала в качестве самцов) занимают размерные группы от 8 до 18 мм, а размножающиеся самки — от 18 до 24 мм. Первая группа особей представляет собой родившихся истекшим летом и имеющих возраст около 8 месяцев, а вторая — родившихся в предшествующем году, т. е. имеющих возраст, около 2 лет. Довольно часто попадаются единичные более крупные самки, имеющие, видимо, возраст до 3 и даже до 4 лет, последние встречаются лишь в редкие годы и имеют длину тела до 34 мм и более. Следовательно, обычная продолжительность жизни самок не превышает 2 лет.

Икрометание на Восточном Мурмане начинается чаще всего в первой половине октября и заканчивается в течение этого же месяца. Однако в отдельные годы (например, в 1940) икроносные самки встречались с конца августа. Заметим, что в 1940 г. в популяции имелись самки, размножающиеся вторично, и именно эти самки в августе отложили икру, тогда как более молодые это сделали только в октябре. Впервые размножающиеся самки откладывают икру при температуре 5—7°, а вторично размножающиеся — при 12—13° Развитие икры в обоих случаях продолжается до начала апреля, т. е. заканчивается при температуре около 2.5°

Размеры икроносных самок и их плодовитость довольно широко изменчивы. В 1939 г. встречалось 3 размерные группы размножающихся самок: на 2-м, 3-м и 4-м годах жизни (рис. 10). На 2-м году жизни длина тела самок колебалась от 18.5 до 28.1 мм, а каждая самка вынашивала от 28 до 212 зародышей, в среднем 91. На 3-м году жизни самки имели длину тела от 31.8 до 33.6 мм и вынашивали от 228 до 305 зародышей, в среднем 260; на 4-м году жизни 2 добытые самки размером 42.6 и 43 мм вынашивали 440 и 520 зародышей, в среднем 480. В 1949 г. самки 2-го года жизни имели длину от 16.1 до 23.0 мм и вынашивали от 56 до 142 зародышей, в среднем 100, т. е., несмотря на более мелкие размеры, плодовитость самок оказалась

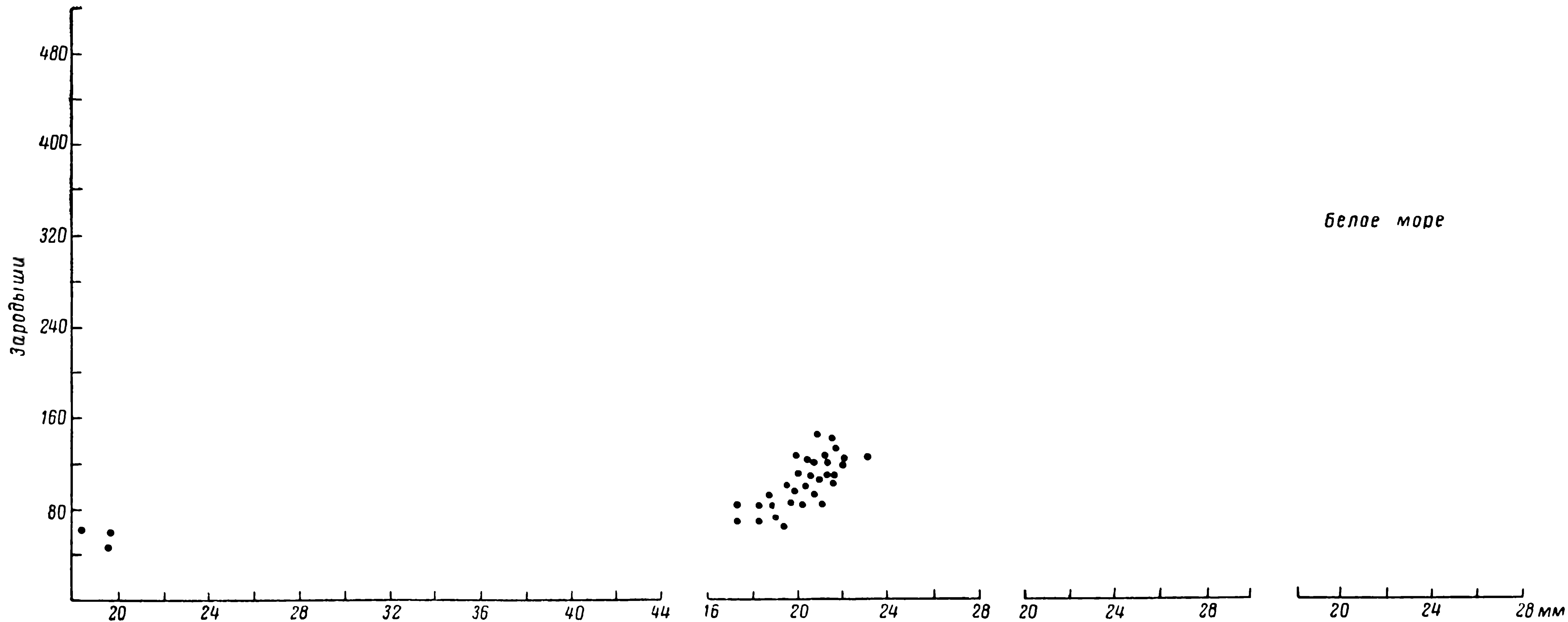


Рис. 10. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Spirontocaris turgida*, обитающих в губах Восточного Мурмана и Кандалакшском заливе Белого моря.

более высокой, чем в 1939 г. На 3-м году жизни самки имели размеры от 23.6 до 26.6 мм, а плодовитость — от 181 до 212, в среднем каждая самка вынашивала 198 зародышей, т. е. в этом возрасте как размеры, так и плодовитость самок оказались более низкими, чем в 1939 г. В 1950 г. впервые размножающиеся самки имели длину тела от 20.6 до 25.5 мм и вынашивали от 116 до 282 зародышей, в среднем 189. На 3-м году жизни размеры увеличились до 28.0—29.6 мм, а плодовитость самок снова повысилась; размеры же были несколько меньше, чем в 1939 г., но больше, чем в 1949 г.

Приводим результаты статистической обработки нашего небольшого материала, собранного в Баренцевом море в 1950—1952 гг. Средняя длина тела размножающихся самок 22.2 ± 0.4 мм, среднее квадратическое отклонение $\pm 2.8 \pm 0.3$ мм, вариационный коэффициент $12.6 \pm 1.1\%$; средняя плодовитость 137 ± 9, среднее квадратическое отклонение $\pm 69 \pm 6$, вариационный коэффициент $50.4 \pm 5.5\%$; коэффициент корреляции между длиной тела и плодовитостью $\pm 0.84 \pm 0.04$ и коэффициент регрессии 21 ± 2.

Коэффициент корреляции между длиной тела и плодовитостью, как это видно, очень высокий, однако изменчивость длины тела в 4 раза меньше, чем изменчивость плодовитости.

В Белом море икроносные самки обычно появляются при температуре воды около 8—10°. Размеры их колеблются от 18.0 до 27.4 мм, каждая самка вынашивает от 64 до 211 зародышей, в среднем 123. По размерам тела и по плодовитости все эти самки сходны с впервые размножающимися самками Восточного Мурмана. Кривая размерного состава группы этих самок имеет одну вершину, что может свидетельствовать об их одинаковом возрасте. Поэтому можно утверждать, что беломорские самки этого вида погибают после первого размножения, имея продолжительность жизни более 2 лет.

Кратко биологические особенности *S. turgida* характеризуются следующим.

1. *S. turgida* является типичным прибрежным обитателем: в Баренцевом море его постоянные поселения обнаружены в зарослях водорослей на глубине до 10 м, хотя отдельные особи могут опускаться и значительно глубже; в Белом море (только в западной части Кандалакшского залива) он встречен на глубине от 10 до 21 м. В местообитаниях этого вида в Баренцевом море наблюдаются температуры от —1.0 до +13°, солености — от 30 до 34‰. Содержание кислорода обычно выше 100% насыщения. В Белом море *S. turgida* живет при температурах от —1.4 до +14°, солености 25—30‰ и при частом дефиците кислорода.

2. Половая зрелость самок наступает в обоих морях на 2-м году жизни; самцы созревают, возможно, в возрасте менее одного года.

В Баренцевом море основная масса самок погибает после первого размножения, т. е. в возрасте около 2 лет; единичные самки размножаются вторично, доживая до 3 лет. В некоторые годы могут быть встречены самки, размножающиеся в 3-й раз и живущие, следовательно, до 4 лет.

В Белом море все самки размножаются, по-видимому, только один раз и имеют продолжительность жизни около 2 лет.

В Баренцевом море самые крупные особи обычно имеют длину тела не более 34 мм, лишь в редкие годы можно встретить самок размером до 43 мм. В Белом море самые крупные самки имели длину 27 мм. Самцы в обоих морях значительно мельче.

3. В Баренцевом море икрометание происходит в октябре при температуре 5—7° и иногда в августе при температуре 12—13° Развитие отложенной икры заканчивается в апреле при температуре около 2.5° и протекает при постепенном падении температуры от 5—13° до —1.0° и последующем повышении ее до 2.5°. В Белом море икра откладывается в сентябре при 8—10°, а развитие ее идет при падении температуры до —1.4°.

4. Впервые размножающиеся самки в Баренцевом море имеют длину тела от 16 до 28 мм и вынашивают от 28 до 282 зародышей, в среднем в разные годы каждая самка вынашивает от 91 до 189 зародышей. Вторично размножающиеся самки (на 3-м году жизни) имеют длину тела от 24 до 34 мм и среднюю плодовитость в разные годы от 198 до 395. Самки, размножающиеся в 3-й раз (на 4-м году жизни), достигают размера 43 мм и вынашивают в среднем 480 зародышей.

Изменчивость плодовитости в 4 раза более широкая, чем изменчивость длины тела размножающихся самок.

В Белом море имеются только впервые размножающиеся самки (на 2-м году жизни) размером от 18 до 27 мм и вынашивающие в среднем 123 зародыша. Таким образом, для беломорских самок характерно сокращение продолжительности жизни, но скорость роста и плодовитость остаются по существу одинаковыми с таковыми впервые размножающихся самок Баренцева моря.

Зимняя популяция в 1000 особей в Баренцевом море содержит в себе 446 икроносных самок.

Hetairus polaris (Sabine)

В Баренцевом море *H. polaris* является одним из самых массовых и широко распространенных видов десятиногих раков. В большом количестве он встречается вдоль всех берегов Восточного Мурмана, Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. В открытых частях Баренцева моря добывается реже и преимущественно в зоне стыка теплых и холодных водных масс (рис. 11).

В районе наших работ значительные поселения этого вида обнаружены от нижнего горизонта литорали до самых больших глубин. В губах держится чаще всего в зарослях ламинарий и десмарестии на глубине 4—6 м, но нередко поднимается на литораль даже в зимнее время. В открытом море предпочитает жить среди поселений мшанок и гидроидов.

В местообитаниях *H. polaris* в пределах южной части Баренцева моря температура воды изменяется от —1.3 до +13°; для особей, поднимающихся зимой на литораль, температура воды может снижаться до —3°. В опресненных участках губ и заливов этот вид не встречается, а живет при соленостях 33.7—34.6$^0/_{00}$, лишь изредка и на короткое время он может подвергаться воздействию пониженных соленостей до 31$^0/_{00}$. Содержание растворенного в воде кислорода не бывает ниже 75.8% насыщения зимой и может подниматься до 120% летом.

В Белом море за весь период удалось добыть небольшое количество особей (65) в Горле, в Бассейне (у Терского берега) и в северной части Онежского залива на глубинах около 30 м. К. М. Дерюгин (1928) находил этот вид примерно на тех же глубинах еще в районе мыса Турьего. По-видимому, и в Белом море *H. polaris* распространен почти вдоль всех побережий, но массовых поселений нигде не образует. Здесь он обитает при температурах от —1.4 до +14° и при солености 22—30$^0/_{00}$.

Литературные сведения о биологии *H. polaris* довольно скудные: лишь в нескольких работах упоминается о характере распределения и времени поимки икроносных самок этого вида (Дерюгин, 1915; Nordgaard, 1912; Stephensen, 1913, 1935; Dons, 1915; Grieg, 1927b). В Кольском заливе *H. polaris* обитает на глубинах от 3 до 135 саженей, у берегов Норвегии — от 5 до 775 м и у западной Гренландии — от 0 до 930 м. Икроносные самки в Кольском заливе добывались в июне—августе (зимних сборов не было), у берегов Норвегии — в июле и феврале и у Гренландии — с июля по сентябрь (зимних сборов не было). Интересно указание Стефенсена, что на глубине от 0 до 290 м креветки имеют общую длину тела 30—60 мм, а на

ıине 410—930 м — от 70 до 92 мм, он же указывает на возрастание ıчества икряных самок с глубиной: если на глубине 0—290 м в попуıи было 18% икряных самок, то на глубине 410—930 м они составляли 45% от общего числа добытых особей.

Ɩсего за период исследований нами было собрано и обработано 2655 осоıз Баренцева моря (в том числе 503 размножающиеся самки) и только

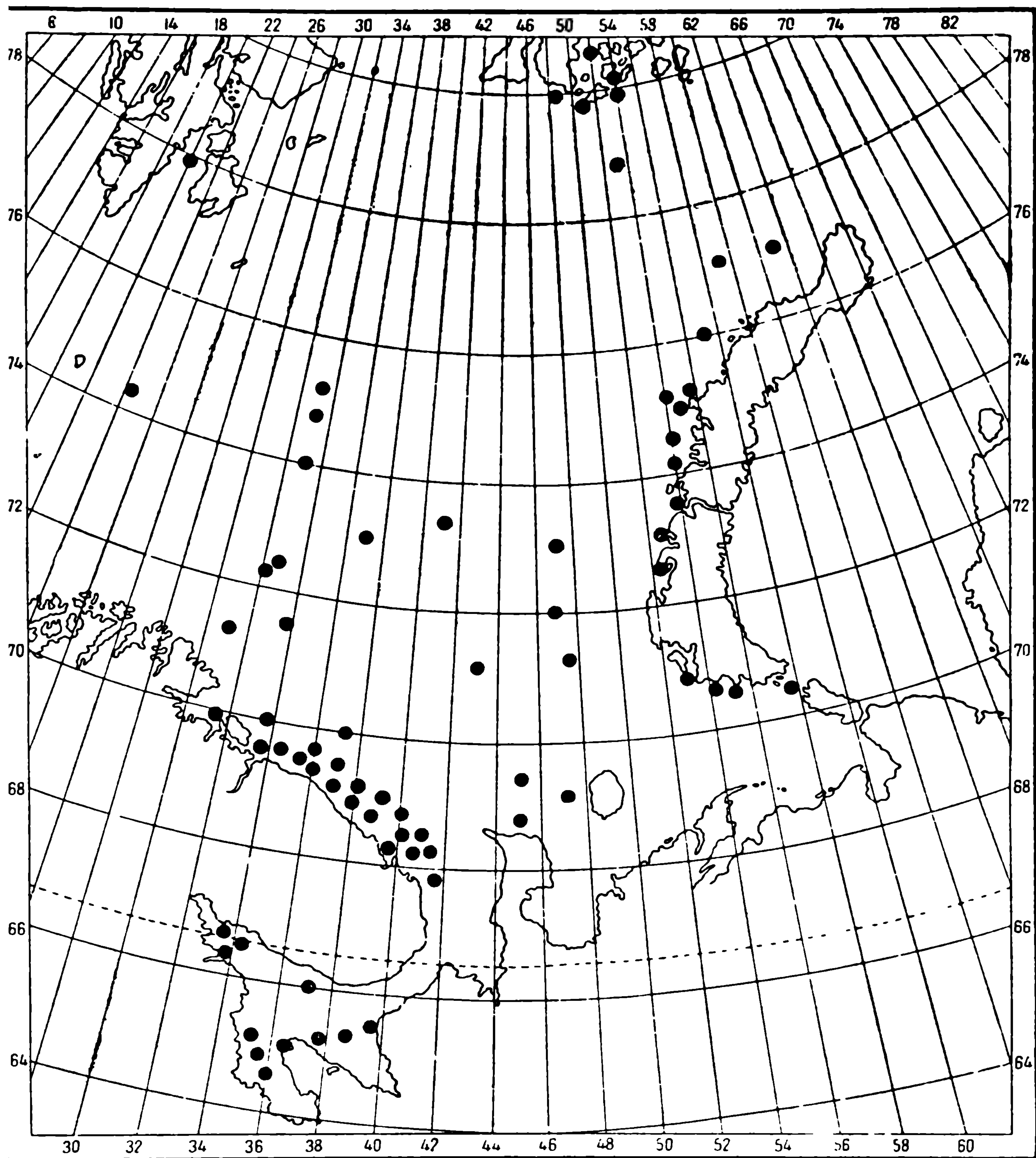


Рис. 11. Распространение *Hetairus polaris* в Баренцевом и Белом морях.

собей из Белого моря, причем размножающихся самок среди них было о лишь 7.

З Баренцевом море самые крупные особи могут достигать длины тела ım. В марте самые мелкие размножающиеся самки имели длину тела ım; все более мелкие особи были неполовозрелыми. В августе размноıщиеся самки имели длину тела более 30 мм, а все более мелкие особи и самцами: самый крупный самец был длиной 30.7 мм. Молодые самки, зившиеся в популяции осенью, в течение зимы и лета в большинстве м вырастают до 32—34 мм (табл. 3) и приступают к размножению, игая, таким образом, половой зрелости в возрасте около одного года. окончании размножения весной будущего года бо́льшая часть самок ıбает, и вторично размножаются, возможно, лишь единичные из них.

Таблица 3

Размерный состав популяции в 1000 особей *Hetairus polaris* в Баренцевом море

Длина тела (мм)	Побережье Восточного Мурмана, глубина 40—60 м, 1951 г.				Район губы Дальне-Зеленецкой, глубина 120 м, 1950 г.	
	VI	VII	VIII	XI	III	VIII
42—44	♀ 0 + ♂ 0	♀ 0 + ♂ 0	♀ 11 + ♂ 0	♀ 0 + ♂ 0	0	0
40—42	0 + 0	17 + 0	13 + 0	0 + 0	0	0
38—40	10 + 0	39 + 0	0 + 10	3 + 0	0	23
36—36	40 + 10	62 + 17	38 + 12	11 + 0	15	127
34—36	120 + 0	90 + 34	115 + 13	39 + 3	25	312
32—34	205 + 0	231 + 39	138 + 25	75 + 18	100	134
30—32	190 + 30	151 + 39	118 + 50	104 + 21	140	104
28—30	150 + 35	34 + 106	105 + 102	118 + 28	360	49
26—28	70 + 40	22 + 68	12 + 76	114 + 31	100	176
24—26	20 + 50	11 + 6	0 + 13	97 + 54	40	75
22—24	10 + 20	0 + 17	25 + 63	100 + 67	20	0
20—22	0 + 0	6 + 11	11 + 50	54 + 31	140	0
18—20	0 + 0	0 + 0	0 + 0	7 + 0	40	0
16—18	0 + 0	0 + 0	0 + 0	18 + 0	0	0
14—16	0 + 0	0 + 0	0 + 0	4 + 3	0	0
Всего. .	815 + 185	663 + 337	586 + 414	744 + 256	1000	1000

Об одновозрастном составе группы размножающихся самок может свидетельствовать также рис. 12, из которого видно, что размерный состав как группы икряных, так и группы незрелых самок имеет одну вершину.

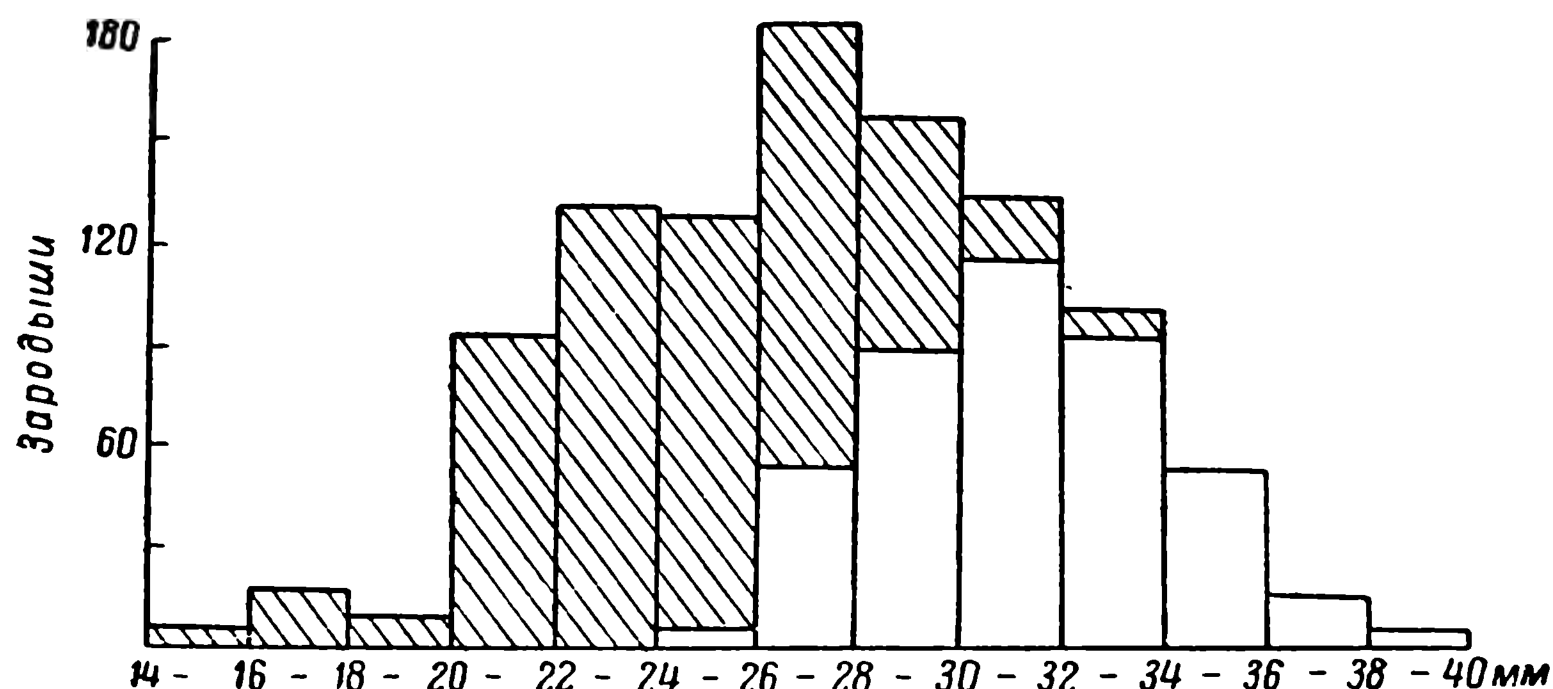


Рис. 12. Размерный состав природной популяции в 1000 особей *Hetairus polaris*, обитающих на глубине 50—60 м в прибрежных водах Восточного Мурмана в ноябре 1950 г.

Светлые столбики — самки с зародышами (всего 421); *заштрихованные столбики* — самки без зародышей и с неразвитыми гонадами (всего 579).

Количество самцов наименьшее зимой и весной, в период вынашивания самками зародышей, а также после размножения. В течение лета относительное количество самцов заметно увеличивается в результате массовой гибели закончивших размножение самок: если в июне на популяцию в 1000 особей было 185 самцов, то в августе их число возрастает до 414. После окончания периода икрометания у самок значительная часть самцов погибает, и уже в ноябре на каждую 1000 особей их остается 256. Оставшиеся в живых самцы, как мы полагаем, превращаются в самок и в качестве таковых принимают участие в размножении на следующий год. Одним из признаков, отличающих самцов от самок, служит отсутствие

у первых шипа на нижнем переднем углу карапакса, у самок этот шип всегда ясно выражен. Среди особей, обитавших в значительном количестве на литорали зимой 1950/51 г., имелись все стадии перехода от полного отсутствия этого шипа до его нормального для самок развития. Причем эти переходные формы встречались только среди особей, не имеющих зародышей на плеоподах, а все икроносные самки были полностью снабжены свойственными им признаками (рис. 13).

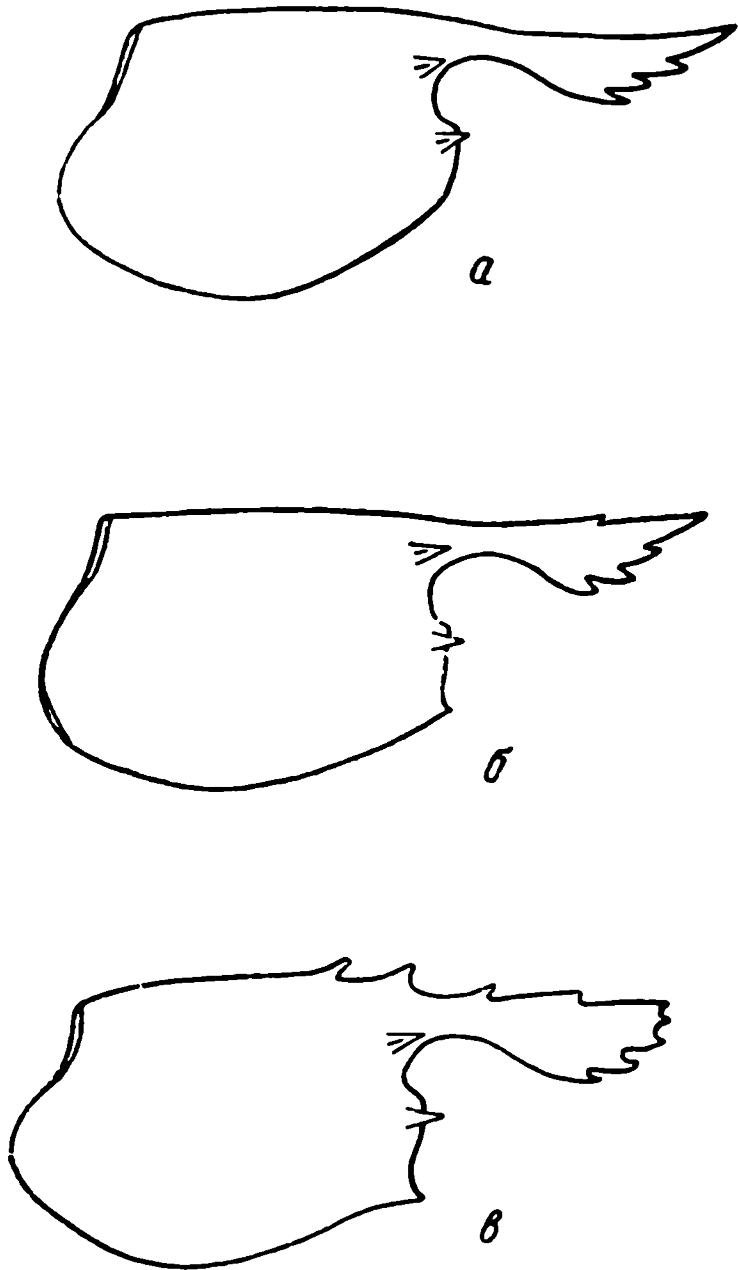


Рис. 13. Карапакс и рострум *Hetairus polaris* в феврале.

а — самец, приобретающий по форме рострума признаки самки; *б* — самец, еще более близкий по форме рострума к самке, в нижнем углу карапакса появился маленький зубчик; *в* — самка, вынашивающая зародышей.

Выход на литораль произошел за счет раздвоения популяции, населявшей заросли десмарестии: взрослые особи поднялись на литораль, а молодь осталась на прежнем месте, где ее всегда можно обнаружить зимой. Длина тела особей, обитавших на литорали, колебалась в это время от 25.2 до 40.5 мм, а обитавших среди десмарестии — от 9.8 до 19.0 мм. Причем среди литоральной популяции было 55% икроносных самок, а остальные были или самцами, или переходными формами от самцов к самкам (с начальными стадиями развития овоцитов в гонаде). Особи, обитавшие среди десмарестии, ясно выраженного полового диморфизма не имели, однако бóльшая их часть имела скорее признаки самок, чем самцов, но размножающихся самок среди них не было. Зимой 1949/50 г., когда *H. polaris* на литорали не встречался, в зарослях десмарестии в значительном количестве обитали не только молодь, но и взрослые особи, в том числе и размножающиеся самки.

Самкам *H. polaris*, в отличие от других *Decapoda*, свойственны очень крупные яйца, имеющие слегка овальную форму и диаметр до 2.5 мм.

В июле почти повсеместно в гонадах самок можно обнаружить зрелые овоциты. 25 июля на глубине 106 м и при температуре 2.7° была поймана первая икряная самка размером 38 мм и вынашивавшая 131 зародыш. В течение августа самки отложили икру уже в пределах всего своего экологического ареала; температура воды в различных частях этого ареала колебалась от 2.2 до 13°. Развитие отложенной икры идет крайне медленно и заканчивается лишь к маю следующего года при температуре воды около 2—3°. За время развития, продолжающегося около 9 месяцев, зародыши нередко подвергаются воздействию крайне низких температур: до —3° на литорали и до —1.3° в сублиторали.

Количество откладываемых яиц весьма ограничено, и в этом отношении рассматриваемый вид уступает всем другим изученным нами *Decapoda*. В популяции, населяющей открытые части прибрежной полосы Баренцева моря, в 1949 г. икроносные самки имели длину тела от 26.6 до 40.2 мм и отложили от 10 до 125 яиц каждая, в среднем 46 (рис. 14). В 1950 г. размер икроносных самок колебался здесь от 26.0 до 37.3 мм, а плодовитость — от 15 до 56; в среднем каждая самка вынашивала 34 зародыша, т. е. снизились как размеры тела, так и плодовитость самок. Зимой 1951/52 г. длина икряных самок колебалась от 25 до 39.1 мм, а плодо-

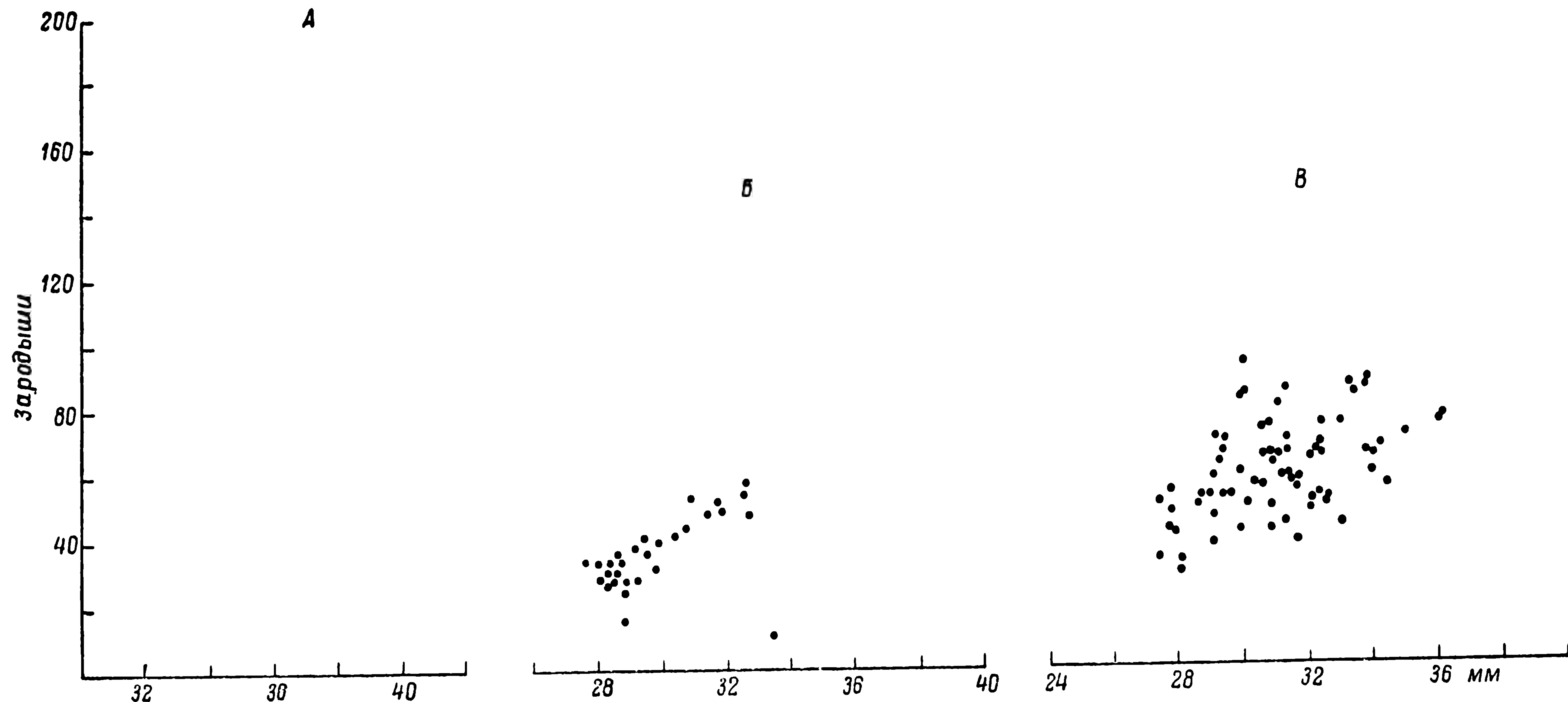


Рис. 14. Изменчивость **индивидуальной плодовитости** *Hetairus polaris*, **населяющих различные местообитания** Баренцева **моря.**

А — литораль полуоткрытых берегов Восточного Мурмана, 1950—1951 гг.; Б — прибрежные воды Восточного Мурмана, глубина 50—60 м, 1949 г.; В — то же, зима 1951/52 г

витость — от 37 до 103 (рис. 14), в среднем каждая самка вынашивала 62 зародыша, т. е. в этом году плодовитость была наибольшей. Самки, обитающие в губах, обладают еще более высокой плодовитостью, которая не всегда сочетается с более крупными размерами тела. Например, в губе Ярнышной на глубине 8—12 м среди зарослей десмарестии размножающиеся самки имеют длину тела от 20 до 24 мм и вынашивают от 118 до 186 зародышей. В большинстве же случаев прибрежные самки крупнее самок открытого моря. Так, самки, обитавшие на литорали губы Дальне-Зеленецкой зимой 1950/51 г., имели длину тела от 31.6 до 41.0 мм и вынашивали от 42 до 189 зародышей каждая, в среднем 115.

Материал зимних сборов 1952/53 г. в количестве 1046 особей был подвергнут детальной статистической обработке (см. Приложение) отдельно для популяций, населяющих глубины до 50 м, от 50 до 100 м и более 100 м. В районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос на глубине от 85 до 112 м было добыто всего лишь 55 особей, в том числе 18 размножающихся самок. Обработка столь незначительного материала в абсолютных величинах не дает статистически достоверных результатов, но позволяет судить о направлении изменчивости размеров тела и плодовитости.

Как видно, самки прибрежной популяции, населяющей глубины до 50 м, отличаются сравнительно крупными размерами и высокой плодовитостью. Самки, живущие на глубинах от 50 до 100 м, имеют такие же средние размеры тела и плодовитость, а на глубине более 100 м по существу при таких же размерах тела плодовитость заметно снижается. Самыми крупными и наиболее плодовитыми оказываются самки в районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос (стр. 37). Напомним, что еще большей плодовитостью (115 зародышей) обладали самки, обитавшие на литорали, т. е. в наиболее суровых условиях, и жившие летом при наибольшем прогревании. Средняя длина тела этих самок была 37 мм.

При рассмотрении материалов по биологии других видов мы уже говорили о характере различия в условиях существования в перечисленных четырех местообитаниях. Здесь же лишь дополним приведенные ранее сведения данными об условиях инкубации яиц за период с декабря 1952 г. по май 1953 г.:

	Глубина менее 50 м	Глубина от 50 до 100 м	Глубина более 100 м	Район к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос
Температура воды (°C):				
средняя	1.1	1.3	1.3	—0.65
пределы колебаний	0.3—2.4	0.4—3.2	0.8—2.5	от 0.1 до —1.3
Соленость (‰):				
средняя	34.1	34.2	34.3	34.3
пределы колебаний	33.8—34.3	33.7—34.3	34.1—34.5	34.1—34.6
Насыщенность кислородом (%):				
средняя	93.5	96.8	90.6	99.6
пределы колебаний	81.0—103.3	78.4—108.0	75.8—101.9	98.0—102.1

Между плодовитостью и длиной тела во всех случаях наблюдается ясно выраженная и достаточно достоверная прямая корреляция (см. Приложение). Однако коэффициент регрессии показывает, что в различных условиях изменению длины тела на 1 мм соответствует различное изменение плодовитости (от 3.8 до 5.1 зародыша). Кроме этого, основываясь на различиях величины вариационного коэффициента, можно видеть, что в пределах даже одной и той же популяции изменчивость плодовитости в 2—3 раза шире изменчивости длины тела размножающихся самок. Все это свидетельствует о том, что плодовитость зависит не только от величины особи, но в значительной степени и от ряда факторов среды. По мере умень-

шения глубины поселений плодовитость самок одного и того же размера имеет довольно ясно выраженную тенденцию к возрастанию:

Средняя длина тела (мм)	Глубина более 100 м	Глубина 50—100 м	Глубина до 50 м	В районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос
41	90	110	87	110
39	90	115	102	100
37	70	90	108	70?
35	52	84	86	90
33	54	71	71	90
31	43	57	65	130?
29	30	43	40	30?
27	23	45	—	—
25	30?	40	—	—

Таким образом, увеличение средней плодовитости и размеров тела прибрежной и восточной популяций происходит в значительной мере за счет выпадения из популяции мелких и малоплодовитых самок, т. е. за счет увеличения минимальных размеров и плодовитости половозрелых особей.

Средняя длина тела размножающихся самок (см. Приложение) соответствует среднему весу: 1.00, 0.90, 0.90 и 1.32 (рис. 15). Отсюда легко определить, что на 1 г живого веса самки в перечисленных четырех популяциях образуется 83, 76, 54 и 83 зародыша. Иными словами, условия жизни в прибрежной зоне Восточного Мурмана и в районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос в одинаковой мере способствуют интенсивной деятельности гонады, а увеличение индивидуальной плодовитости самок происходит здесь в полном соответствии с интенсификацией их роста. Подчеркнем, что в восточной части ареала, следовательно, рост идет с большей скоростью, чем в прибрежной популяции, а темп продуцирования яиц остается неизменным. По мере перехода на большие глубины самки, как это хорошо видно, в значительной мере сокращают количество яиц, образующихся на единицу их живого веса.

В Белом море наши сборы по этому виду крайне ограничены. Нам удалось добыть в сентябре 1950 г. на глубине 29 м и при температуре 7° лишь 7 икроносных самок длиной от 44 до 45 мм, вынашивавших от 74 до 122 зародышей с хорошо пигментированными глазами, в среднем 92. Этот материал позволяет предположить, что самки открытых частей Белого моря более крупные и более плодовитые по сравнению с самками открытых частей Баренцева моря.

В Баренцевом море среди каждой тысячи добываемых в период размножения особей находилось размножающихся самок: на глубине до 50 м — 408, на глубине 50—100 м — 303, на глубине более 100 м — 633 и в восточной части района исследований — 662. Зная индивидуальную плодовитость самок в этих четырех местообитаниях, определяем, что на каждую тысячу особей зимней популяции вынашивалось соответственно 33 900, 20 600, 31 000 и 72 800 зародышей.

В кратких чертах биология *H. polaris* в южной части Баренцева моря характеризуется следующим.

1. *H. polaris* живет на самых различных глубинах и нередко поднимается на литораль даже зимой. В местообитаниях этого вида сезонные и локальные колебания температуры находятся в пределах от —1.3 до +13°; особи, живущие на литорали, могут подвергаться воздействию температуры до —3° Соленость не бывает, как правило, ниже 33$^0/_{00}$ и лишь в редких случаях падает до 31$^0/_{00}$; содержание растворенного в воде кислорода в течение всего года не ниже 75.8% насыщения.

2. Половая зрелость наступает в возрасте около одного года. Самки в большинстве своем размножаются один раз в жизни и живут не более 2 лет; единичные самки размножаются вторично и живут до 3 лет. Неко-

торая часть самцов после первого размножения, видимо, превращается в самок и в качестве таковых принимает участие в размножении на следующий год, имея продолжительность жизни около 3 лет. Другая часть самцов погибает после первого размножения, т. е. живет немногим более 1 года. Самые крупные особи достигают длины 49 мм.

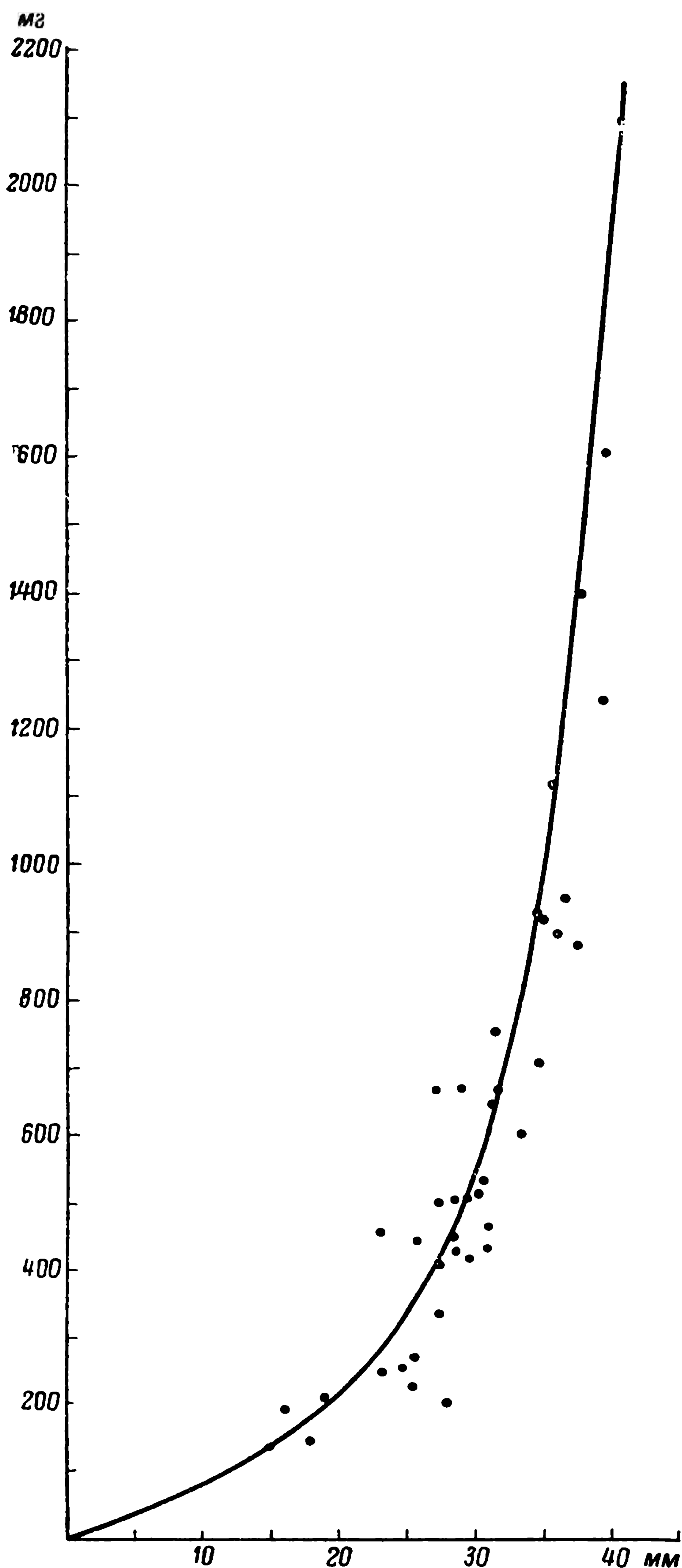


Рис. 15. Длина тела и живой вес *Hetairus polaris.*

3. Икрометание начинается в июле и заканчивается в августе при температурах от 2.2 до 13°. Развитие отложенной икры продолжается в течение 9 месяцев и заканчивается в мае при температуре около 2—3°. За время своего развития зародыши могут подвергаться воздействию низкой температуры до —3°

4. Длина тела икряных самок в разные годы и в разных местах колеблется от 20 до 49 мм, а средняя плодовитость — от 34 до 115 зародышей. Наиболее крупные и наиболее плодовитые самки встречены на литорали и в восточной части моря.

5. В пределах местообитания с более или менее однородными условиями внешней среды плодовитость всегда прямо коррелирует с длиной тела, но изменчивость плодовитости в 2—3 раза шире изменчивости длины тела. При сравнении плодовитости самок различных популяций при одной и той же длине тела обнаруживается тенденция к возрастанию плодовитости по мере выхода на меньшие глубины или по мере перехода в сильнее охлаждаемые зимой и менее согреваемые летом участки.

6. В Белом море незначительные поселения этого вида обнаружены на глубине около 30 м при сезонных колебаниях температуры от —1.4 до +14° и при солености от 22 до 30‰. Икряные самки найдены здесь в сентябре (зимних сборов не было) при температуре 7° и при солености 27.2‰. Эти самки имели длину тела от 44 до 45 мм и вынашивали в среднем 92 зародыша.

Eualus gaimardi (Milne-Edwards)

В Баренцевом море одним из наиболее постоянных местообитаний *E. gaimardi* служат заросли десмарестии и красных водорослей на глубинах от 4 до 25 м, но в значительных количествах может быть встречен и в открытом море. Вдоль берегов Восточного Мурмана *E. gaimardi* занимает полосу не более 20—40 миль и не опускается, как правило, глубже 120 м.

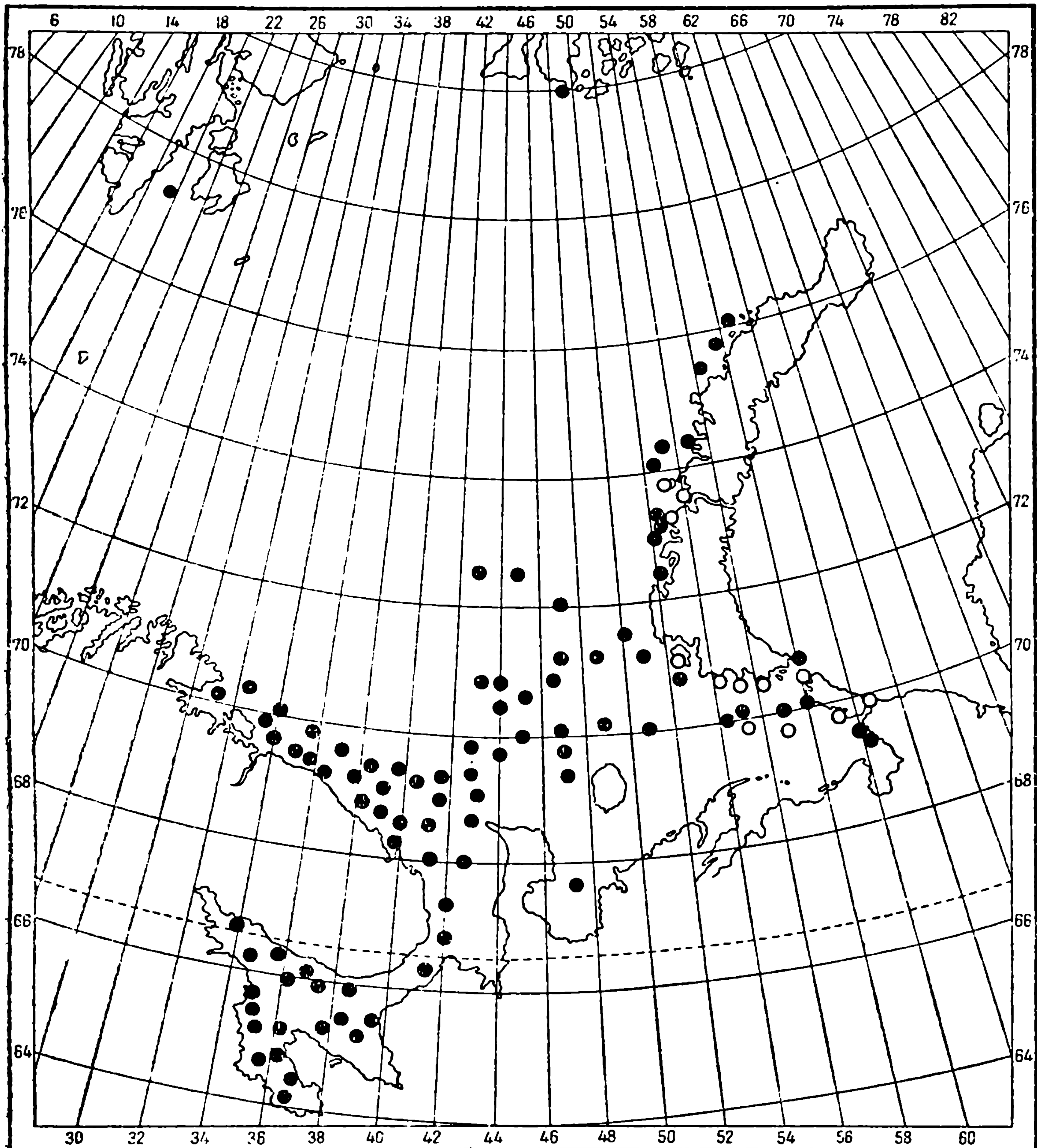


Рис. 16. Распространение *Eualus gaimardi* (*темные кружки*) и *E. gaimardi belcheri* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

В районе мыса Святой Нос полоса поселений этого вида, подобно тому как было показано для представителей рода *Pandalus*, раздваивается: одна ветвь идет в Белое море, а другая — к побережью Новой Земли, пересекая Канинско-Колгуевское мелководье. Вдоль берегов Новой Земли на юге доходит до Югорского Шара, а на севере, очевидно, не далее 74° с. ш. (рис. 16). В центральной, северной и северо-западной частях Баренцева моря, по имевшимся в нашем распоряжении материалам, он отсутствует. Сказанное дает основание считать этот вид в Баренцевом море типичным мелководным обитателем, хотя и способным к жизни на глубинах более 100 м.

На Канинско-Колгуевском мелководье и в прилегающих к нему участках Печорского района типичная форма *E. gaimardi gaimardi* смешивается с формой *E. gaimardi gibba*, а в прибрежных водах Новой Земли господствующее положение занимает форма *E. gaimardi belcheri*.

По сборам до 1953 г., среди наших беломорских материалов имелась только типичная форма, что вполне согласовывалось с более ранними наблюдениями А. А. Бирули (1910) и Алпатова (1923). Поселения этого вида встречались здесь повсеместно на глубинах до 140—160 м, но чаще всего на глубине 20—50 м, а осенью значительные скопления обнаруживались на глубине 10—15 м. В августе 1957 г. в устьевой части губы Чупы на глубине около 40 м и при температуре воды около 0.9° было добыто 9 особей, среди которых оказалось 2 самца со всеми признаками формы *E. gaimardi belcheri*. Дальнейшие исследования покажут, в какой мере постоянны поселения этой формы в Белом море и какова их относительная роль по сравнению с типичной формой.

У побережья Восточного Мурмана, на участке от Кольского залива до о. Большой Харлов, было найдено и обработано 402 особи, в том числе на глубине до 50 м — 282, на глубине от 50 до 100 м — 106 и на глубине более 100 м — только 14. Кроме этого, 183 особи было добыто к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос на глубине 85—112 м. В восточной части района наших исследований, в отличие от западного, *E. gaimardi*, по-видимому, отходит от берегов и наиболее массовые поселения образует на некотором удалении от них и на большей глубине.

О плотности поселений этого вида дают представление материалы по количеству особей, добываемых за одно траление в их местообитаниях. В западной части района наших исследований на глубине до 50 м за одно траление в среднем добывалось 14 особей (максимально 41); на глубине от 50 до 100 м — 11 (максимально 33), а на глубине более 100 м в каждом трале попадалась только одна особь. В восточной части района наших исследований за одно траление в среднем добывалось 33 особи (максимально 56).

Основная масса особей в Баренцевом море подвергается воздействию температуры от —1 до +13°, а живущие в открытом море — от —1.3 до +6° Соленость в местообитаниях этого вида не бывает ниже 31‰ и обычно держится в пределах 33—34‰; кислородный режим не отличается от того, который был указан для других видов, живущих на сходных глубинах. В Белом море *E. gaimardi* может жить при температуре —1.4°, а летом в значительных количествах может быть найден при 8—10°; осенью при подходе его к берегам температура воды здесь бывает около 3—4° и соленость около 27‰.

За весь период работ здесь было добыто 407 особей; за одно траление в среднем мы имели 26 особей (максимально 141). Как видно, средняя плотность поселений в Белом море уступает лишь таковой восточной части Баренцева моря, максимальная же плотность поселений в Белом море в 2.5 раза выше.

Имеется только несколько работ, в которых содержатся отрывочные сведения о распределении и биологии *E. gaimardi* (Дерюгин, 1915; Bjorck, 1913; Dons, 1915; Grieg, 1927b; Stephensen, 1935). В Кольском заливе этот вид живет на глубинах от 2 до 103 саженей (4.2—216.3 м); у берегов северной Норвегии — на глубине 0—290 м при температуре от 1.15 до 6.9°; в Оресунде многочисленные поселения его обнаружены на глубине 18 м; у берегов западной Гренландии — на глубине 10—930 м при температуре воды от —1.05 до +4.0°. Самки с отложенной икрой встречались у Шпицбергена в июле и в августе, а у берегов западной Норвегии — с сентября по март. На этом литературные данные исчерпываются.

В Баренцевом море размеры особей могут быть различными не только в разное время года, но и в одно и то же время года в различных частях ареала. Самые крупные особи в Баренцевом море имели длину тела 41 мм и вес 0.95 г. Между длиной тела и весом наблюдается довольно правильная корреляция (рис. 17), хотя вес особей одной и той же длины может колебаться в довольно широких пределах.

В Баренцевом море, как правило, наиболее крупные особи встречаются зимой, а наиболее мелкие — летом. Например, в бухте Оскара среди зарослей десмарестии на глубине 6—8 м самые мелкие особи в январе—марте имеют длину тела 14 мм, а самые крупные — 38 мм. В июне, уже после появления молоди, самые мелкие особи имеют размер 9 мм; одновременно из популяции исчезают закончившие размножение самые крупные самки, в результате чего наиболее крупные особи имеют длину тела не более 26 мм. Уже во второй половине лета (31 июля) самые крупные особи снова достигают длины 39 мм, а самые мелкие — 13 мм. Заметим, что молодь этого вида в открытом море обычно не встречается; наиболее постоянным ее местообитанием служат заросли десмарестии и частично ламинарий. В открытой части губы Ярнышной на глубине 25—50 м за весь период наблюдений особи длиной менее 25 мм не встречались, а в открытом море на глубине 50—120 м лишь однажды попался 1 экз. длиной 20 мм, все остальные были не менее 25 мм.

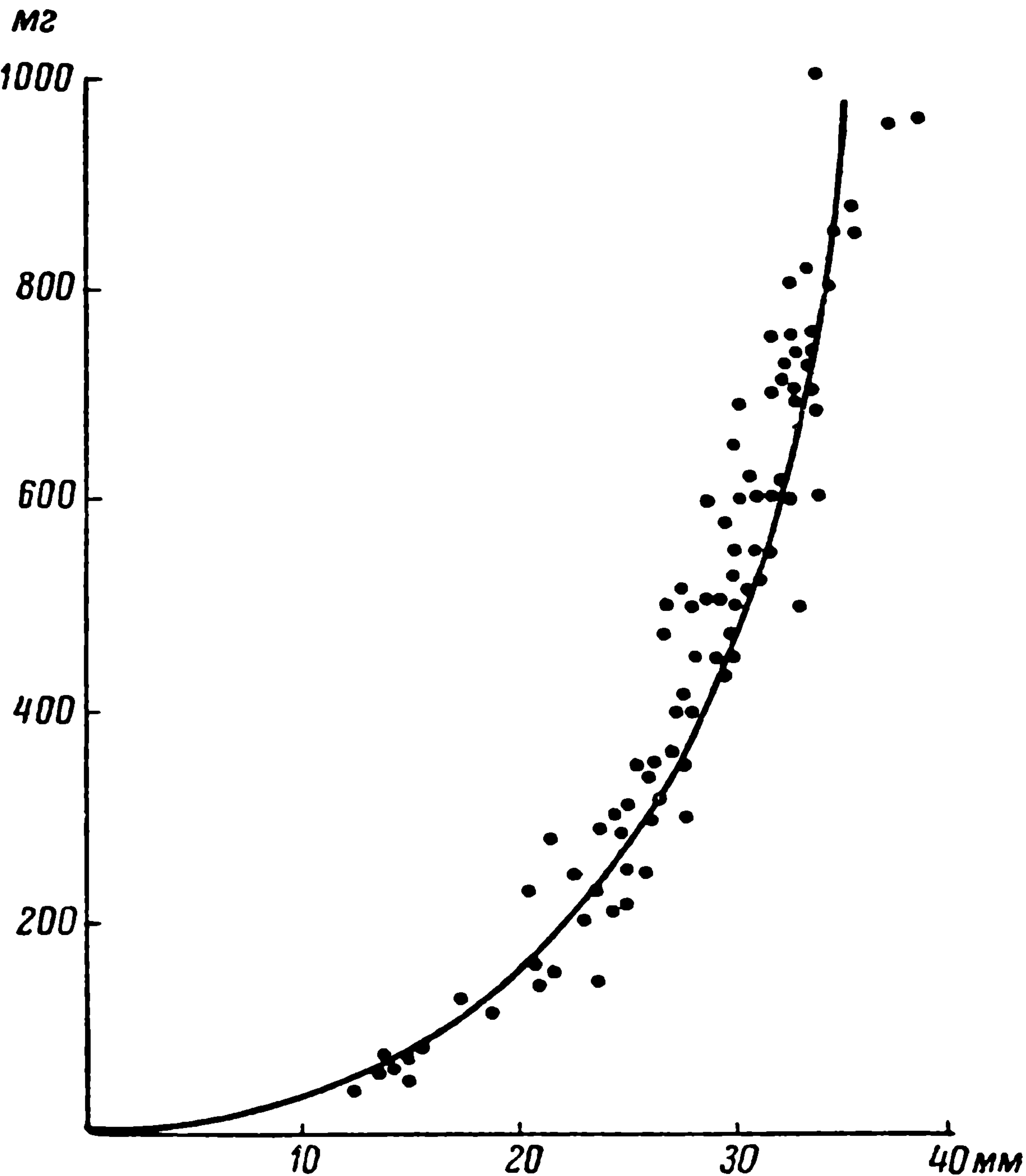


Рис. 17. Длина тела и живой вес *Eualus gaimardi*.

Сезонные изменения в размерном составе популяции в 1000 особей хорошо видны при сравнении зимних и летних сборов 1950 г. среди зарослей десмарестии на глубине 6—8 м в бухте Оскара:

Длина тела (мм)	— 10	— 15	— 20	— 25	— 30	— 35	— 40
Число особей:							
II	0	69	142	33	165	439	132
VI	55	111	267	307	260	0	0

В феврале все особи крупнее 25 мм были обычно икроносными самками, а все более мелкие — еще не достигшими половой зрелости или самцами на стадии превращения в самок (?). В июне самки, закончившие размножение, погибли и популяция состояла из вновь появившейся молоди и особей в возрасте немногим более года. Таким образом, продолжительность жизни *E. gaimardi* в самых прибрежных частях Баренцева моря не превышает 2 лет и все самки погибают после окончания периода первого размножения. Более крупные размеры единичных самок, встречающихся

в открытых частях Баренцева моря (в удалении от берега более 20 миль), дают основание предположить, что там они живут дольше (до 3 лет) и размножаются дважды.

В Белом море наши сборы охватывают лишь осенне-летний период. В это время года *E. gaimardi* преимущественно держится в открытых частях Бассейна и заливов на глубинах 20—50 м. При сравнении между собой популяций этого вида из открытых прибрежных частей Баренцева и Белого морей обращают на себя внимание значительно более крупные размеры беломорских особей, причем это увеличение касается как размеров самых мелких, так и самых крупных особей:

Длина тела (мм)	20 — 25	25 — 30	30 — 35	35 — 40	40 — 45	45 — 50
Баренцево море						
Открытая часть губы Ярнышной	0	283	592	125	0	0
Мыс Зеленецкий (глубина 80—100 м)	214	395	325	66	0	0
Белое море						
Южная часть Горла (глубина 20—50 м)	0	0	244	442	252	62
Двинский залив (глубина 20—50 м)	0	40	230	500	184	46

Это свидетельствует о том, что увеличение размеров беломорских особей обусловлено не возрастанием их продолжительности жизни, а ускорением роста.

Откладывание яиц у самок прибрежной популяции Баренцева моря происходит осенью, обычно в октябре, при температуре воды 3—7°, и заканчивается для всей популяции в течение 2—3 недель. (Следует отметить, что в открытом море в удалении на 50 миль от берега на глубине 85 м при температуре воды 2° было добыто несколько самок с только что отложенной икрой — 15 июня). К декабрю зародыши имеют уже хорошо пигментированные глаза; в течение остальной зимы завершается окончательное формирование личинки. Первые личинки появляются в планктоне в апреле—мае (при температуре воды около 2°), а последние личинки исчезают в июле. В это же время личинки живут в планктоне и у берегов Англии (Lebour, 1940). Молодь обнаруживается в популяциях взрослых особей уже с середины июня.

В Баренцевом море размножающиеся самки в 1949—1951 гг. имели длину тела от 26.7 до 39.3 мм и вынашивали от 48 до 769 зародышей каждая, в среднем 326. Индивидуальная плодовитость коррелирует с размерами тела самок, но широко изменчива даже в пределах одной и той же размерной группы (рис. 18). 6 самок, добытых на глубине более 100 м, имели длину тела от 24.9 до 41.0 мм, а плодовитость — от 121 до 497, в среднем 286. В Кандалакшском заливе Белого моря на глубине 49 м в июне при температуре воды около 0° было добыто в одном из тралов одновременно несколько икроносных самок. В конце июля в южной части Бассейна на глубине 140—160 м при температуре —1.3° было добыто 8 икроносных самок. В обоих случаях вынашиваемые яйца находились на ранних стадиях дробления. Вместе с этим с июля по август на глубине до 50 м в Бассейне, в Онежском и Двинском заливах и на глубине до 18 м в Кандалакшском заливе икроносных самок не встречалось вовсе, но в гонадах у них было множество зрелых овоцитов. В сентябре—октябре во всех этих пунктах в массе ловились самки с зародышами на ранних стадиях развития. Весьма возможно, что в Белом море имеются две биологически различные популяции *E. gaimardi*: одна обитает в непрогреваемых нижних горизонтах и размножается с весны до конца лета, а другая — более мелководная, сроки размножения которой совпадают с тем, что мы видели в Баренцевом море.

В Белом море размеры икроносных самок колеблются от 34.3 до 52.9 мм, а плодовитость — от 138 до 1023, в среднем каждая самка вынашивала здесь 530 зародышей, т. е. размеры и плодовитость беломорских самок значительно выше, чем баренцевоморских. Размерный состав группы беломорских икряных самок может свидетельствовать о том, что все они одного возраста (на 2-м году жизни).

Результаты статистической обработки зимних сборов 1952/53 г. в Баренцевом море и всех беломорских сборов показаны в Приложении.

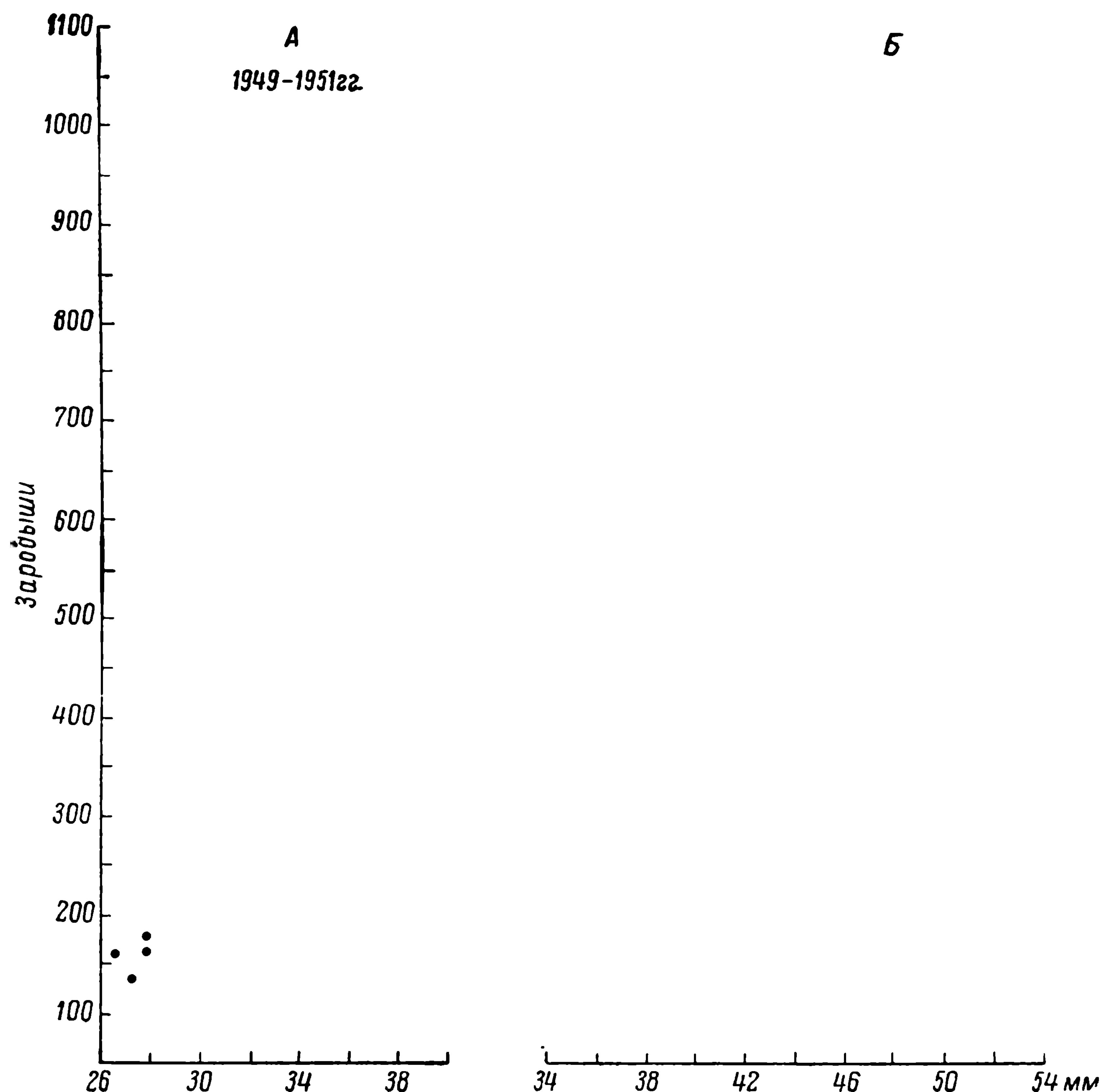


Рис. 18. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Eualus gaimard* в Баренцевом (*А*) и Белом (*Б*) морях.

В западной части района наших исследований, в Баренцевом море, по мере увеличения глубины условия существования, как уже известно, изменяются в следующем направлении: уменьшаются амплитуды сезонных, суточных и погодных колебаний всех факторов внешней среды, уменьшается летнее прогревание и соответственно ослабевает зимнее охлаждение. В восточной части района наших исследований колебаний условий внешней среды еще более сглажены за счет весьма незначительного летнего прогревания. Для местообитаний *E. gaimardi* в Белом море характерны довольно резкие сезонные, а нередко суточные и погодные колебания всех факторов внешней среды: летнее прогревание здесь может быть наибольшим, а зимнее охлаждение — самым сильным и самым продолжительным; весной возможно опреснение, а в конце зимы — острый дефицит кислорода.

Результаты статистической обработки нашего материала показывают, что сокращение амплитуды колебаний условий жизни за счет уменьшения

степени летнего прогревания, сопровождаемое сильным зимним охлаждением (в районе мыс Черный—мыс Святой Нос), вызывает заметное уменьшение размеров тела и плодовитости. Сравнение коэффициентов регрессии показывает, что снижение плодовитости происходит здесь сильнее, чем уменьшение размеров тела.

Беломорский материал свидетельствует, что размеры тела и плодовитость главным образом зависят от условий лета, а не зимы: несмотря на самое сильное зимнее охлаждение, плодовитость и размеры тела беломорских самок наибольшие. Различия же в условиях существования особей в Белом море и в восточной части Баренцева моря состоят в том, что в первом случае наибольшее летнее прогревание, а во втором — наименьшее; степень зимнего охлаждения в обоих случаях практически одинакова, но в Белом море отрицательные температуры держатся значительно дольше и тем не менее угнетающего действия на размеры тела и плодовитость *E. gamardi* не оказывают.

Нашему представлению о прямой зависимости размеров тела и плодовитости от степени летнего прогревания противоречат приведенные выше сведения о биологических свойствах баренцевоморской популяции, населяющей глубины до 50 м: летнее прогревание здесь более сильное, чем в местообитаниях других популяций, а плодовитость не только не выше, а даже несколько ниже. Однако это противоречие только кажущееся. Дело в том, что в пределах этой прибрежной зоны условия жизни креветок далеко не одинаковы: на глубине 30—40 м они становятся значительно ближе к тому, что наблюдается на больших глубинах, чем к тому, что имеется на глубине около 6—8 м. Хорошее летнее прогревание во всех случаях охватывает заросли ламинарий и десмарестии на глубине до 10 м, поэтому для сравнения возьмем только особей, добытых здесь. В результате статистической обработки этого материала получены следующие данные: средняя длина тела размножающихся самок 33.6±0.6 мм, среднее квадратическое отклонение ±3.7±0.4 мм, вариационный коэффициент 11.1±1.2%; средняя плодовитость 473±33, среднее квадратическое отклонение ±210±23 и вариационный коэффициент 44.4±5.9%; коэффициент корреляции между длиной тела и плодовитостью ±0.87±0.04 и коэффициент регрессии 49±6. Этот материал полностью подтверждает правильность нашего вывода о прямом влиянии степени летнего прогревания на плодовитость.

Корреляция между длиной тела и плодовитостью всюду выражена совершенно отчетливо, но резкие различия в коэффициентах регрессии у особей разных популяций и различия в размерах вариационного коэффициента плодовитости и длины тела, даже в пределах одной и той же популяции, согласно свидетельствуют о невозможности поставить эти два биологических явления в положение взаимообусловливаемости.

Данные табл. 4 показывают, что более высокая индивидуальная плодовитость беломорских самок обусловлена резким возрастанием размеров их тела, как минимальных, так и максимальных.

Средняя длина тела размножающихся самок в перечисленных (см. Приложение) популяциях соответствует их весу: 0.62, 0.61, 0.53 (рис. 17) и 1.17 г. Основываясь на этом, определяем, что на 1 г живого веса самок образуется 500, 518, 362 и 436 зародышей, т. е. на единицу живого веса у беломорских самок образуется зародышей меньше, чем у баренцевоморских, населяющих воды, примыкающие к центральной части Мурманского побережья. Лишь особи из восточной части Баренцева моря отличаются еще меньшим количеством зародышей, вынашиваемых на единицу веса. Следовательно, на примере этого вида, как и многих других, видно, что беломорские особи отличаются резким увеличением скорости роста и относительным ослаблением активности гонады.

Таблица 4

Сравнение плодовитости одинаковых по размерам самок различных популяций *Eualus gaimardi*

Средняя длина тела (мм)	Баренцево море				Бассейн и заливы Белого моря
	глубина 50—100 м	глубина 10—50 м	глубина до 10 м	район к северу от линии мыс Черный — мыс Святой Нос	
53	—	—	—	—	747
51	—	—	—	—	925 ?
49	—	—	—	—	625
47	—	—	—	—	575
45	—	—	—	—	492
43	—	—	—	—	404
41	525	950	988	425	391
39	?	500	792	342	475
37	?	406	568	275 ?	425
35	500	362	544	269	325
33	370	262	333	229	375 ?
31	325	279	367	185	—
29	238	232	283	161	—
27	215	186	175	141	—

Непосредственно определить живой вес нам удалось лишь у 36 размножающихся самок, добытых в Баренцевом море на глубине 25—30 м зимой 1949/50 г. Статистическая обработка этого небольшого материала дала следующие результаты: средний вес тела 625±18 мг, среднее квадратическое отклонение ±110±13 мг, вариационный коэффициент 17.6±2.1%; средняя плодовитость 176±16 зародышей, среднее квадратическое отклонение ±94±11 зародышей, вариационный коэффициент 53.3±7.9%; коэффициент корреляции между весом тела и плодовитостью ±0.54±0.12 и коэффициент регрессии 4.2±1.4.

Размер тела более точно выражается весовыми единицами, чем линейными. Поэтому в случае, если бы плодовитость определялась размером тела, корреляция между весом и плодовитостью должна была бы быть полной, т. е. коэффициент корреляции практически был бы равен 1. В действительности коэффициент корреляции намного меньше 1. Кроме этого, размах изменчивости веса тела размножающихся самок в 3 раза меньше изменчивости плодовитости, тогда как совершенно ясно, что если одна величина является функцией другой, то размах относительной изменчивости обеих величин должен быть совершенно одинаков.

Таким образом, у *E. gaimardi* плодовитость и размеры тела размножающихся самок определяются непосредственным действием внешних факторов на каждое из этих биологических свойств в отдельности. Иными словами, внешние условия вызывают изменение плодовитости в ту или иную сторону не через изменение скорости роста, а непосредственно.

В составе зимней популяции встречается на глубине до 50 м — 524, на глубине 50—100 м — 756, в восточной части района исследований — 808 и в Белом море — 889 размножающихся самок на каждую тысячу особей. Учитывая индивидуальную плодовитость, определяем, что указанное число самок вынашивает соответственно 157 900, 237 900, 155 100 и 493 400 зародышей.

Изложенное позволяет определить следующие биологические свойства *E. gaimardi* в Баренцевом и Белом морях.

1. В южной части Баренцева моря *E. gaimardi* живет почти исключительно на глубине не более 100 м и наиболее обычен в зарослях водорослей на глубине от 4 до 25 м. В восточной части Баренцева моря он опу-

скается глубже и живет преимущественно на глубинах 85—112 м, тогда как в западной части на этих глубинах можно лишь изредка встретить единичных особей.

В губах и заливах *E. gaimardi* подвергается воздействию температуры от —1.3 до +6°. Соленость во всех случаях не бывает ниже 31°/₀₀.

В Белом море этот вид живет на глубинах от 10 до 160 м, осенью и зимой поднимается к берегам и держится преимущественно на глубине 10—15 м. Основная масса популяции живет при температурах от —1.4 до +4° и солености 27—30°/₀₀, но эти рачки могут жить и при значительно более высоких температурах.

2. Половая зрелость самок наступает в начале 2-го года жизни. Самки, живущие в самой прибрежной зоне, погибают после первого размножения в возрасте около 2 лет. В открытом море возможно, что единичные самки размножаются вторично и живут до 3 лет. Самцы достигают половой зрелости на 1-м году жизни, по-видимому, некоторая часть их на 2-м году жизни превращается в самок. Самые крупные самцы 25 мм. Время наступления половой зрелости и продолжительность жизни беломорских особей такие же (до 2 лет).

Самые крупные самки в Баренцевом море имеют длину тела 41 мм, а самые мелкие размножающиеся — 27 мм. В Белом море соответственно 53 и 34 мм, т. е. в Белом море как самые крупные, так и самые мелкие особи превосходят по своим размерам баренцевоморских.

3. В южной части Баренцева моря икрометание у прибрежной популяции происходит в октябре при температуре 4—7°; в открытом море оно может иметь место в июне при температуре воды около 2° Развитие зародышей заканчивается, и личинки выходят в планктон в апреле—мае при температуре воды около 2°. Личинки держатся в планктоне до июля, но молодь появляется уже в июне.

В Белом море икрометание отмечено в июне—июле при температуре воды от —1.3 до 0° для одной популяции и в сентябре—октябре при температуре воды от 0.7 до 8° — для другой.

4. В прибрежной популяции южной части Баренцева моря длина тела размножающихся самок колеблется от 27 до 39 мм, а средняя плодовитость составляет 326 зародышей. Самки, живущие на глубине более 100 м, имеют длину тела от 25 до 41 мм и вынашивают в среднем 286 зародышей.

В Бассейне и заливах Белого моря длина тела размножающихся самок колеблется от 34 до 53 мм (в среднем 41.7 мм), а каждая самка в среднем вынашивает 510 зародышей.

5. Изменения плодовитости определяются главным образом степенью летнего прогревания, временем его наступления и продолжительностью: чем выше прогревание, чем раньше оно наступает и чем продолжительнее держится, тем выше плодовитость. Этими же условиями определяется и скорость роста, но для достижения более крупных размеров необходимо, чтобы летнее прогревание застало молодь в наиболее ранней стадии.

Действие внешних условий на рост и плодовитость осуществляется непосредственно на каждое из этих биологических свойств. Изменения плодовитости в 3—6 раз больше, чем изменения веса тела размножающихся самок.

Heptacarpus pusiola (Kröyer)

В Баренцевом море *H. pusiola* образует немногочисленные поселения среди зарослей Desmarestia aculeata на глубине от 4 до 10 м. В открытом море на глубине более 100 м он встречается лишь единично. В течение зимы среди десмарестии обитают молодь и взрослые, половозрелые особи. Летом здесь остаются лишь молодые, а размножающиеся самки поднимаются в нижний отдел литорали, где прячутся в щелях и под камнями.

За весь период исследований нами было добыто и обработано лишь 105 особей, в том числе размножающихся самок только 21.

Литературные данные о распределении и биологии этого вида почти отсутствуют. Известно лишь, что в Кольском заливе он встречается на глубине 20—110 саженей (Дерюгин, 1915) и что у берегов северной Норвегии икроносные самки замечены с апреля до августа, а у берегов Ирландии — в феврале, апреле и мае (Schellenberg, 1928). Опресненные участки избегает и не живет при солености ниже $30^0/_{00}$, выдерживает колебания температуры от —1.0 до +15°.

Изменения размерного состава популяции в 1000 особей в разное время года, населяющей заросли десмарестии на глубине 4—10 м в губе Дальне-Зеленецкой, хорошо видны из приводимых данных:

Длина тела (мм)	6 — 8	— 10 —	12 —	14 —	16 —	18 — 20
Число особей:						
II	25	275	325	125	0	100	150
VII	0	380	460	160	0	0	0

В зимних сборах все особи крупнее 16 мм являются размножающимися самками, а все более мелкие — неполовозрелыми. Здесь совершенно отчетливо видны 2 возрастные группы: неполовозрелые особи в возрасте менее 1 года занимают размерные группы менее 16 мм; взрослые размножающиеся самки в возрасте более 1 года, занимающие размерные группы от 16 мм и более. Летом, как уже сказано, взрослые особи поднимаются на литораль, а в зарослях десмарестии остается только молодь, достигающая половозрелости к зиме. В декабре в гонадах имеются зрелые овоциты, но икроносных самок еще не встречается. В январе при температуре воды от —1 до +1.5° самки откладывают икру, развитие которой протекает очень медленно, и в конце зимы зародыши едва достигают стадии сегментации. С наступлением лета и с переходом на литораль развитие зародышей ускоряется, а в конце июля начинается выход личинок, заканчивающийся в августе при температуре воды до 14—15° Таким образом, весь период инкубации продолжается не менее 7 месяцев. Самки, закончившие размножение, обратно в заросли десмарестии не возвращаются и, видимо, погибают, имея, следовательно, продолжительность жизни около 2 лет.

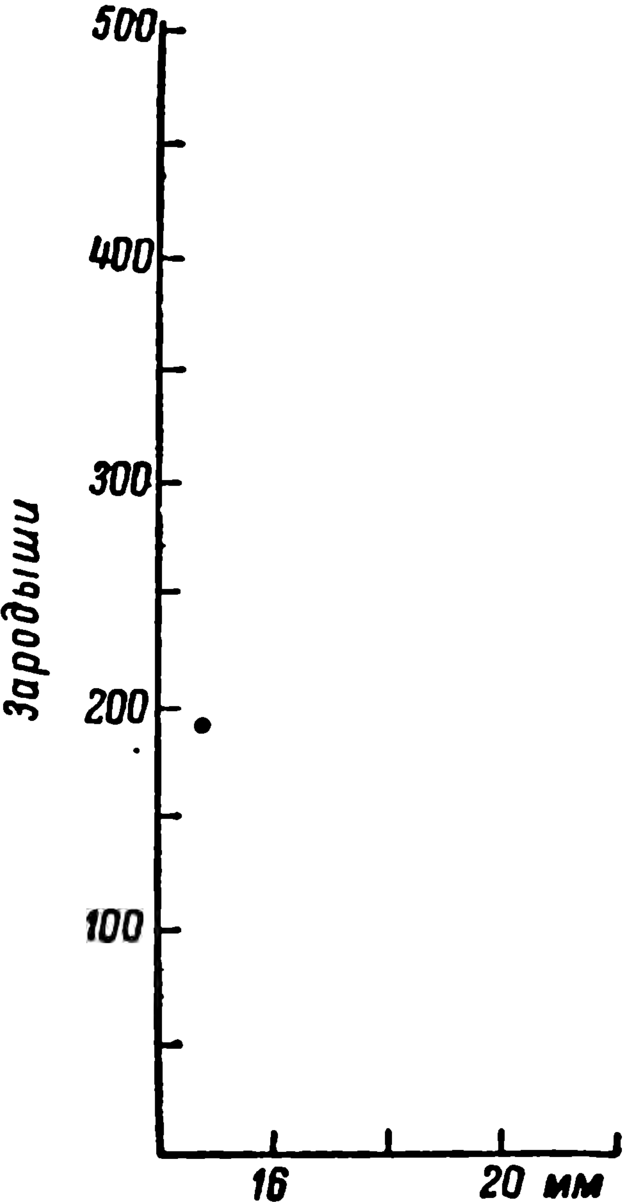


Рис. 19. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Heptacarpus pusiola*, обитающих в губах Восточного Мурмана.

Длина тела размножающихся самок колеблется от 14.8 до 21.0 мм, а плодовитость — от 116 до 427 зародышей, в среднем каждая самка вынашивает 271 зародыш (рис. 19).

Зимой 1952/53 г. на глубине от 25 до 145 м было добыто 19 особей, в том числе 6 размножающихся самок. Длина тела этих самок колебалась от 18 до 38 мм, а плодовитость — от 82 до 369, составляя в среднем 280.

В период размножения популяции в 1000 особей содержит в своем составе 396 размножающихся самок, вынашивающих 107 300 зародышей.

В Белом море за весь период наблюдений этот вид не найден.

Кратко биологические свойства *H. pusiola* характеризуются следующим.

1. В южной части Баренцева моря *H. pusiola* — типичный представитель ракообразных прибрежной зоны, живет среди зарослей водорослей на глубине 4—10 м; летом поднимается на литораль. В своих местообитаниях этот вид подвергается воздействию температур от —1.0 до +15°, опресненные участки избегает.

2. Половая зрелость наступает в возрасте около 1 года; в течение жизни особи размножаются 1 раз и живут не более 2 лет.

Самые крупные особи имеют длину тела 21 мм.

3. Икрометание происходит в январе при температуре воды от —1 до +1.5°, развитие яиц заканчивается в августе при температуре воды 14—15°. Весь период инкубации продолжается не менее 7 месяцев.

4. Икроносные самки имеют длину тела от 14.8 до 21.0 мм и вынашивают в среднем 271 зародыш. На популяцию в 1000 особей зимой приходится до 396 размножающихся самок.

Crangon crangon (Linnaeus)

C. crangon в Баренцевом море нами не обнаружен, прежними же исследованиями единичные особи были найдены в Кольском заливе, в Териберской губе и в районе Иоканьгских островов.

В Белом море массовые поселения этого вида обнаружены в южной части Мезенского залива, в Двинском и Онежском заливах, а единичные местонахождения известны и в Кандалакшском заливе (рис. 20). Особенно многочислен *C. crangon* в Онежском заливе. Здесь он поселяется от нижней границы литорали до глубины 54 м, придерживаясь преимущественно самых верхних горизонтов. На подобное же распределение *C. crangon* у побережья Норвегии, Дании и Англии указывает ряд авторов (Wollebaek, 1908; Havinga, 1930; Lebour, 1931).

C. crangon очень подвижен и при приближении опасности в течение нескольких секунд зарывается в песок, оставляя на поверхности только глаза и антенны. В Кандалакшском заливе и Бассейне нами не обнаружен; Дерюгин (1928) находил его в Двинском заливе в почти пресной воде. По нашим сборам в Онежском заливе, соленость в местообитаниях этого вида колебалась от 23.6 до 26.7‰, а температура воды от 9.3 до 14.1° (по наблюдениям в июне—сентябре), зимой он встречается при температурах до —1.4°

У побережья Норвегии, Дании, Голландии, ГДР, ФРГ и Франции этот вид является важным промысловым объектом. По данным Эренбаума (Ehrenbaum, 1890), еще в конце прошлого столетия ежегодный вылов его достигал 2 млн т. По более поздним сведениям (Havinga, 1930), с 1917 по 1928 г. ежегодно добывалось от 5345 до 8748 т этой креветки. Большое промысловое значение *C. crangon* вызвало интерес к изучению его биологии, в результате чего по этому вопросу мы имеем довольно обширную литературу.

Прежде чем изложить имеющийся в нашем распоряжении материал, мы кратко остановимся на описании биологии вида в Северном море, где и сосредоточен главным образом его промысел. Этому вопросу посвящены труды многих авторов (Ehrenbaum, 1890; Wollebaek, 1908; Lebour, 1931; Meyer, 1934, 1935, и др.), однако самой обстоятельной работой является монография Хавинга (Havinga, 1930), в которой наиболее всесторонне рассматриваются вопросы промысла и биологии.

Хавинга устанавливает, что продолжительность жизни *C. crangon* лишь в очень редких случаях достигает 4 лет, обычно же она не превышает 3 лет. В возрасте около 1 года самки имеют длину 31 мм, 2 лет — 55 мм и 3 лет — 75 мм. Самые крупные самки не превышают длины 91 мм. Половозрелость наступает в возрасте около 1 года. Икроносные самки встре-

чаются в течение круглого года, а минимальное их количество — в сентябре—октябре. Массовая откладка яиц имеет место в ноябре, в апреле—мае и в июне, т. е. в течение года наблюдаются 3 периода массового икрометания.

Интересные данные приводит автор по скорости развития отложенных яиц при различных температурах: при 5—6° развитие 13 недель, при 9° — 9 недель и при 16° — 4.5 недели.

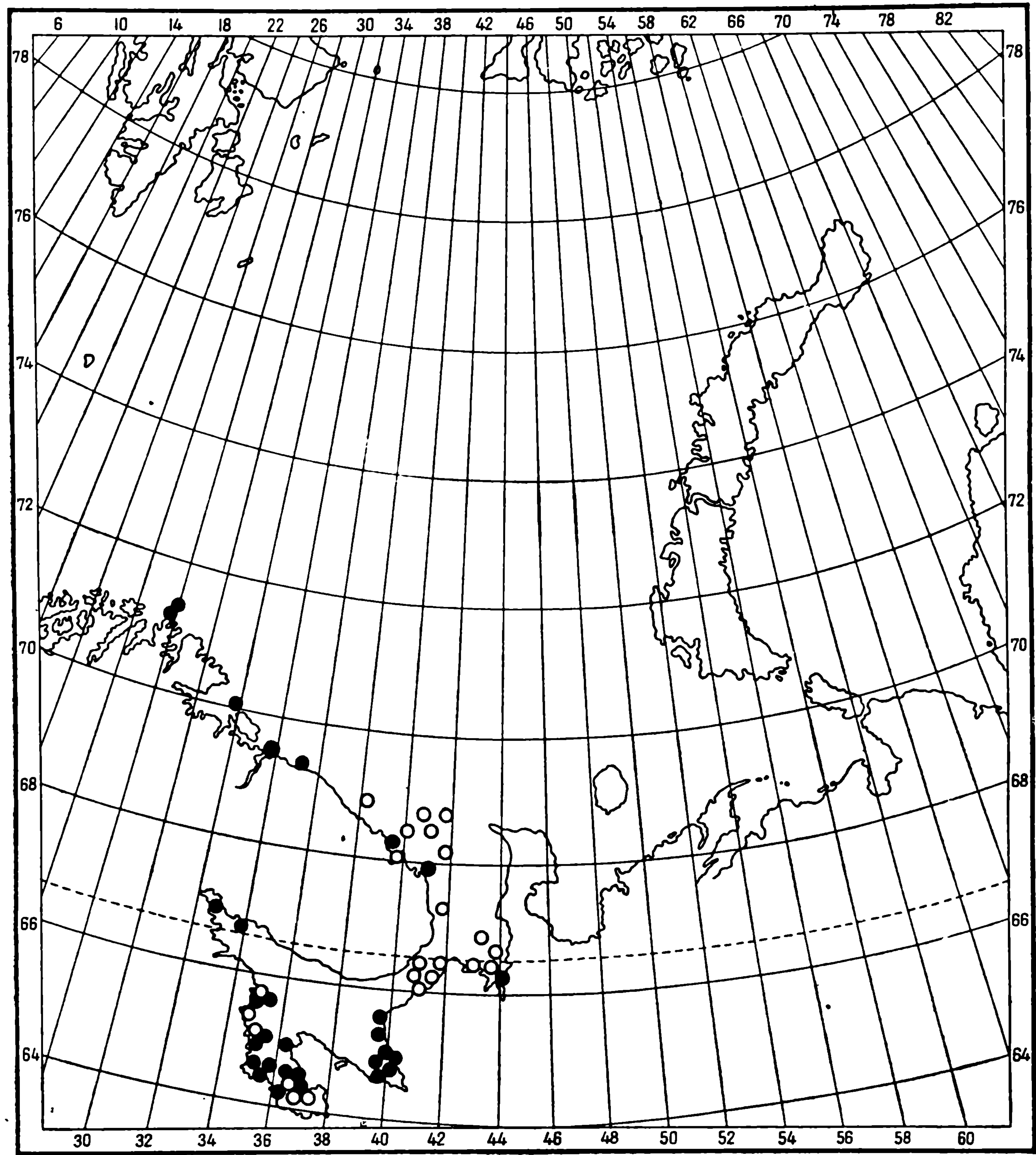


Рис. 20. Распространение *Crangon crangon* (*темные кружки*) и *C. allmanni* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

Большой материал, бывший в распоряжении Хавинга, позволил ему дать средние величины плодовитости для самок различных размерных групп:

Длина тела (мм)	40	50	60	65	70	75
Плодовитость	1560	3120	6240	8820	11500	14200

Своеобразны распределение и миграции *C. crangon*. Наиболее крупные особи встречаются только в открытом море; чем ближе к рекам и чем выше по рекам поднимаются креветки, тем они становятся мельче. Это обуслов-

лено тем, что в опресненных и пресных водах живут более молодые животные, чем в открытом море. В декабре—феврале креветки держатся главным образом в открытом море и в сильно опресненных мелководных участках отсутствуют. В марте—апреле происходит перемещение животных к берегам и мелкие особи появляются в устьевых участках губ. В мае—июле это перемещение продолжается, количество особей в опресненных и мелководных участках возрастает. В октябре и ноябре происходит обратное движение животных в открытое море. Автор высказывает предположение, что эти миграции обусловлены сезонными изменениями температуры.

Пищей для *C. crangon* служат главным образом черви (*Nereis succinea* и *N. diversicolor*) и мелкие ракообразные (*Corophium*, *Gammarus* и др.), но могут быть использованы мелкие моллюски и детрит, последний преимущественно зимой.

Рассмотрим теперь наши материалы.

Анализ размерного состава популяции в 1000 особей, обитающей в средней части Онежского залива Белого моря на глубине от 0 до 9 м в сентябре 1950 г., дает одновершинную кривую:

Длина тела (мм)	25 — 30	30 — 35	35 — 40	40 —	— 50	50 — 55	55 — 60
Число особей	33	262	345	197	98	49	16

Таким образом, не остается сомнения в том, что мы имеем дело с одновозрастной группой особей, родившихся весной текущего года.

При сборах с июня и до сентября включительно ни одной икроносной самки добыто не было, лишь в середине октября при температуре 5.7° (средняя месячная) удалось поймать сразу нескольких. Длина тела размножающихся самок колебалась от 46 до 61 мм, и каждая самка вынашивала от 1264 до 4372 яиц на стадии дробления, в среднем на каждую самку приходилось 2810 зародышей. Очевидно, в Белом море имеется всего лишь один осенний период икрометания, тогда как в Северном море таких периодов 3. Интересно, что Дерюгин (1915) нашел икроносную самку в Кольском заливе в июле; следовательно, икрометание происходит, вероятно, дважды в году.

Наш небольшой материал свидетельствует о том, что скорость роста и плодовитость (у особей одинаковых размеров) беломорских *C. crangon* не уступают таковым североморских и даже несколько превосходят их. Отличия же беломорской популяции состоят в сокращении продолжительности жизни с 3—4 лет до 1 года, в переходе на 1 период размножения вместо 3 в год и в более раннем наступлении половозрелости (5—6 месяцев). Уменьшение числа периодов массового размножения объясняется удлинением периода инкубации: яйца, отложенные в октябре, заканчивают развитие не ранее конца апреля—начала мая; это понятно, если вспомнить данные Хавинга о влиянии температуры на скорость развития. В Белом море средняя месячная температура воды с октября по май колеблется от —1.5 до +5.7, составляя в среднем за весь период около +0.2° Закончившие размножение самки после тяжелой для них зимовки оказываются нежизнеспособными и погибают; хотя условия сравнительно теплого лета и позволили бы иметь еще и летний период размножения, но в это время популяция составляется только молодью, успевающей достичь половозрелости не ранее осени. Для этого вида критическим периодом жизни является, по-видимому, зима с ее низкими температурами и в ряде случаев неблагоприятным газовым режимом. Что же касается отсутствия данного вида в Бассейне и Кандалакшском заливе Белого моря, то это объясняется отсутствием там пологих песчанистых пляжей, являющихся его излюбленным местообитанием.

Имевшиеся в нашем распоряжении материалы позволяют определить следующие основные черты биологии и ее изменчивости у *C. crangon*.

1. Южнее Горла Белого моря *C. crangon* обнаружен нами только в Онежском заливе; кроме этого, имеются указания на его нахождение в Двинском заливе. *C. crangon* живет здесь на глубине от 0 до 54 м при солености от 23.6 до 26.7$^0/_{00}$ и при температуре от —1.4 до +14.1°.

2. Продолжительность жизни особей в Онежском заливе не превышает 1 года, тогда как в Северном море креветки живут 3—4 года. Наиболее крупные особи в Онежском заливе имеют длину тела 61 мм (в возрасте 5—6 месяцев). В Северном море особи к концу 1-го года жизни имеют длину тела 31 мм, а к концу жизни могут достигать 91 мм длины.

3. В Онежском заливе половая зрелость у особей наступает в возрасте 5—6 месяцев, а в Северном море — в конце 1-го года жизни.

В Онежском заливе икрометание происходит в октябре при средней месячной температуре воды 5.7°, развитие зародышей протекает при температуре до —1.4° и заканчивается ранней весной. После размножения все особи погибают. В течение года здесь удалось обнаружить только 1 период размножения.

В Северном море икряные самки встречаются в течение круглого года, но имеются 3 периода массовой откладки яиц: в ноябре, апреле—мае и в июне.

4. В Онежском заливе размножающиеся самки имеют длину тела от 46 до 61 мм и вынашивают в среднем 2820 зародышей каждая.

В Северном море самки имеют длину тела от 31 до 91 мм и в зависимости от своего размера вынашивают от 1560 до 14 200 зародышей.

Crangon allmanni Kinahan

В Баренцевом море этот вид обитает преимущественно в восточной части района наших исследований, прилегающей к Воронке Белого моря. Массовые поселения встречены здесь зимой на глубине 85—104 м при температуре воды около —1.0° и при солености 34.3$^0/_{00}$; количество растворенного в воде кислорода превышало предел насыщения. Всего здесь было добыто 115 особей (за 3 траления), в том числе 37 размножающихся самок. В западной части района наших исследований за весь период работ были встречены лишь единичные особи (всего 19), среди которых оказалась только 1 размножающаяся самка.

В Белом море *C. allmanni* летом найден в северной части Горла на глубине от 0 до 6 м, а также в Мезенском и Онежском заливах (рис. 20). В северной части Горла нам удалось собрать 66 особей, в том числе 19 размножающихся самок. Непосредственная близость этого местонахождения к местонахождению массовых поселений вида в Баренцевом море и общность гидрометеорологических условий у северной части Горла и в районе к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос дают основание считать (с некоторым приближением) все наши сборы за особей одной популяции, имеющих в общем одинаковые биологические свойства.

Биологический анализ зимней популяции из восточной части Баренцева моря на глубине 85—104 м следующий (в знаменателе размножающиеся самки):

Длина тела (мм)	25—30	30—35	35—40	40—45	45—50	50—55	55—60	Всего
Самцы	9	53	53	79	0	9	0	203
Самки	$\frac{27}{0}$	$\frac{140}{9}$	$\frac{280}{18}$	$\frac{104}{62}$	$\frac{210}{201}$	$\frac{27}{27}$	$\frac{9}{9}$	$\frac{797}{326}$
Индивидуальная плодовитость	—	892	956	1456	1567	2397	2924	—

В популяции на 1000 особей 326 самок вынашивают 521 375 зародышей. Здесь видно, что популяция состоит из особей двух возрастных групп. Младшая группа включает неполовозрелых особей с длиной тела до 40—45 мм, старшая группа — всех более крупных особей, большинство которых представлено размножающимися самками.

Биологический анализ летней популяции, добытой нами на южной границе ареала (Терский берег в северной части Горла Белого моря на глубине 0—6 м), дает возможность определить возраст этих двух групп особей:

Длина тела (мм) .	15 — 20	— 25	— 30	— 35	— 40	— 45	— 50	— 55
Всего особей	34	734	0	0	34	130	51	17
Из них с зародышами .	0	124	—	—	0	17	51	17
Их индивидуальная плодовитость	—	28	—	—	—	956	1395	1993

В популяции из 1000 особей 209 размножающихся самок вынашивают 150 438 зародышей. Они образуют 2 резко обособленные группы: с длиной тела от 21.0 до 24.1 мм (в среднем 22.4) и от 42.7 до 51.3 мм (в среднем 46.8 мм). Группа мелких размножающихся самок является одновременно и самыми мелкими особями популяции; следовательно, они представляют собой рано созревших особей весеннего поколения текущего года, имеющих возраст около 2 месяцев. Из нашей таблицы легко определить, что эти рано созревшие самки составляют всего лишь около 16% от общего числа особей поколения. Самки другой группы, очевидно, родились осенью или в конце лета прошлого года и имеют возраст около 14—16 месяцев. В зимней популяции они составляли группу неполовозрелых особей. Основная масса весеннего поколения достигает половой зрелости и приступает к размножению осенью в возрасте 5—6 месяцев, а будущей весной дает начало следующему весеннему поколению.

Таким образом, жизненный цикл двух поколений *C. allmanni* представляется нам в следующем виде.

В е с е н н е е   п о к о л е н и е рождается в апреле—мае из яиц, инкубированных в течение зимы. Незначительная часть особей этого поколения достигает половой зрелости и размножается в возрасте около двух месяцев, участвуя в образовании осеннего поколения. Основная же масса особей достигает половой зрелости и размножается только осенью, вынашивает зародышей в течение зимы и дает большую часть следующего весеннего поколения. После первого же размножения особи, очевидно, погибают.

О с е н н е е   п о к о л е н и е рождается в конце лета или осенью из яиц, инкубированных в течение лета. Молодь проводит зиму вместе со взрослыми особями. Половая зрелость наступает весной будущего года, особи размножаются и дают начало следующему осеннему поколению. После размножения особи тоже погибают.

Общая продолжительность жизни у весеннего поколения составляет около одного года, столько же — у осеннего.

Как видно, в общих чертах биологическая самостоятельность двух поколений *C. allmanni* сохраняется; она нарушается лишь ранним созреванием и присоединением к осеннему поколению небольшого числа самок весеннего поколения. Можно предполагать, что это смешение двух биологически различных групп особей способствует повышению жизнестойкости вида в суровых для него условиях внешней среды.

Индивидуальная плодовитость самок весеннего поколения изменяется довольно широко (рис. 21). Длина тела размножающихся самок колеблется от 37.1 до 58.3 мм, составляя в среднем 46.3 ± 0.6 мм. Изменчивость длины тела очень незначительна, и вариационный коэффициент равен всего лишь 7.1 ± 0.8%. Плодовитость колеблется от 770 до 2968, в среднем каждая

самка вынашивает 1608+88 зародышей. Вариационный коэффициент довольно высокий и достигает 32.9±4.3%, т. е. изменчивость плодовитости в 4.5 раза более широкая, чем изменчивость длины тела размножающихся самок.

Корреляция между длиной тела и плодовитостью ясно выражена, а коэффициент корреляции равен +0.74±0.08.

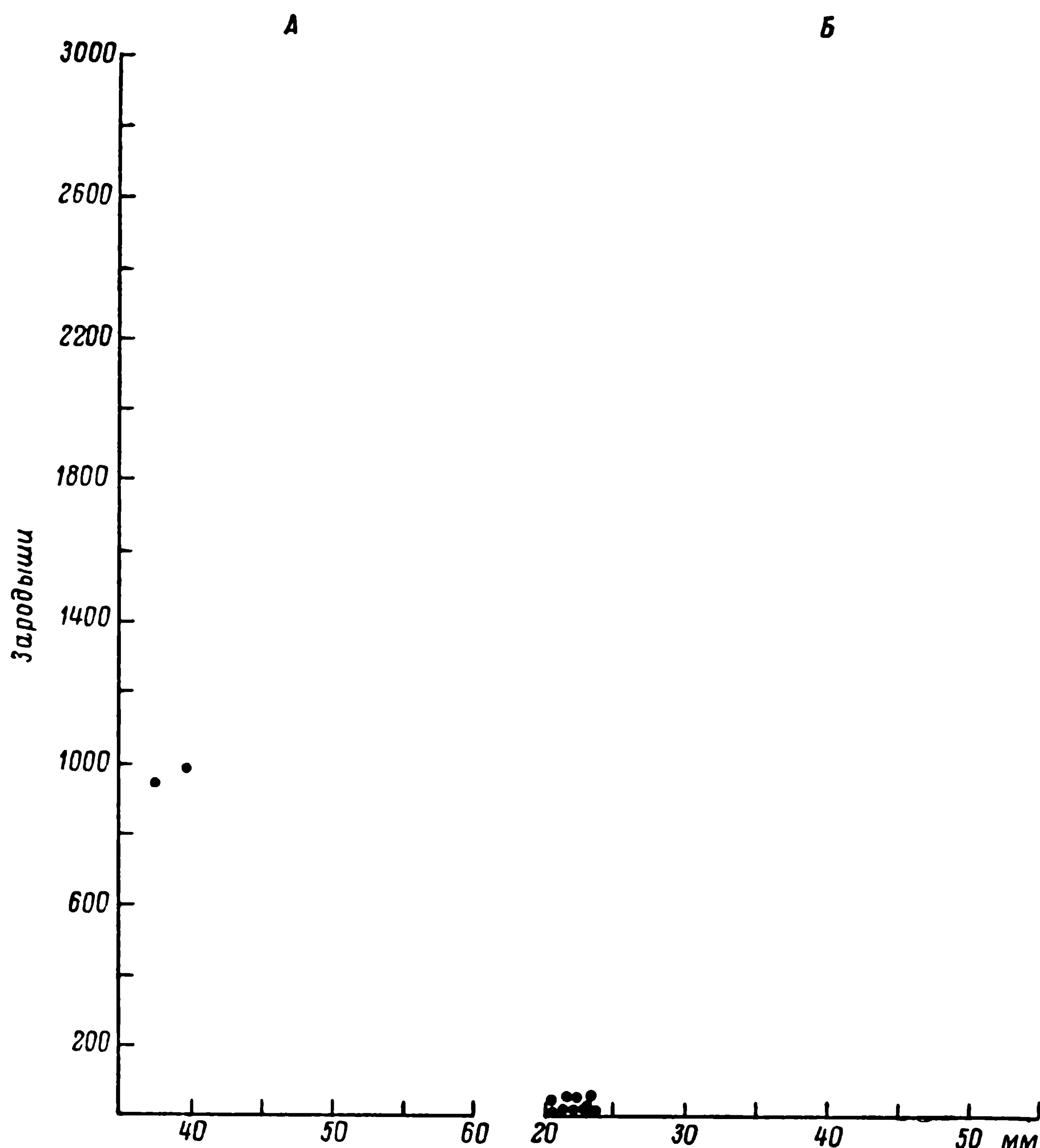


Рис. 21. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Crangon allmanni*, обитающих в северной части Горла Белого моря.

А — весеннее поколение; *Б* — осеннее поколение.

Из-за недостаточного материала сборы летней популяции статистической обработке не подвергались. Укажем лишь, что рано созревшие самки весеннего поколения при средней длине тела 22.4 мм вынашивали в среднем по 28 зародышей каждая, а более крупные самки летнего поколения при средней длине тела 46.8 мм вынашивали в среднем по 1726 зародышей каждая. Сравнение плодовитости самок с одинаковой длиной тела (стр. 51 и 52) показывает, что росшие в течение лета особи весеннего поколения обладают более высокой плодовитостью по сравнению с росшими в течение зимы особями осеннего поколения. Укажем, что у особей весеннего поколения развитие гонады протекало в течение лета, тогда как у особей осеннего поколения хорошо различимые овоциты в гонадах самок имеются уже в конце зимы (в апреле). Следовательно, и на примере этого

вида мы видим, что повышение температуры окружающей среды в период развития гонады способствует повышению плодовитости, точнее, увеличению числа яиц, продуцируемых на единицу веса животного. Разница по сравнению с другими видами состоит здесь в том, что там мы сравнивали между собой особей разных популяций, а здесь сравниваем особей разных поколений одной популяции. Очевидно, что каждое из этих поколений отличается друг от друга так же, как отличаются друг от друга разные популяции. Да это и понятно, так как в обоих случаях причины различий в биологических свойствах лежат в условиях формирования организма.

Sclerocrangon boreas (Phipps)

Единичные особи *S. boreas* встречаются всюду в прибрежной полосе Баренцева моря на глубинах около 15—20 м при температуре воды от 0 до 6° и при солености не ниже 31‰. Изредка этот вид может быть найден и на глубинах до 180 м, но далее 76° на север, очевидно, не заходит (рис. 22); более или менее массовые поселения образует только в открытых губах (например, Ярнышная, Териберская); за одно траление здесь добывалось по 42—56 особей. В среднем в Баренцевом море за одно траление в пределах местообитания *S. boreas* добывалось 9 особей.

В Белом море *S. boreas* более обычен и образует массовые поселения в восточной и в северо-восточной частях Бассейна на глубинах 35—40 м и в северной части Онежского залива на глубинах 20—35 м. Единичные крупные особи встречались повсеместно и чаще всего в Кандалакшском заливе на глубине до 220 м. Во всех этих случаях *S. boreas* живет при температурах от —1.4 до +14° и при солености 25—30‰. Как правило, количество растворенного в воде кислорода во всех местообитаниях никогда не достигает предела насыщения и нередко опускается до 40—60%.

В среднем за одно траление в Бассейне и заливах Белого моря добывалась 21 особь, а в северо-восточной части Бассейна, где поселения особенно многочисленны, одно траление приносило до 113 особей.

За весь период исследований нам удалось обработать 430 особей из Баренцева моря (в том числе 39 размножающихся самок) и 254 особи из

Таблица 5

Размерный состав популяции в 1000 особей *Sclerocrangon boreas*

Длина тела (мм)	Открытые губы Восточного Мурмана, глубина 15—40 м, зима		Белое море, район мыса Зимнегорский, глубина 35 м
	всего особей	из них размножающихся самок	
80—85	31	21	—
75—80	62	31	42
70—75	52	31	6
65—70	83	62	42
60—65	52	21	36
55—60	52	10	66
50—55	31	—	162
45—50	62	—	168
40—45	166	—	96
35—40	73	—	220
30—35	201	—	66
25—30	114	—	60
20—25	21	—	36
Всего	1000	176	1000

Бассейна и заливов Белого моря (в том числе только 9 размножающихся самок). Этот сравнительно небольшой материал, собранный в разные годы и в довольно разнообразных условиях, позволяет дать лишь предварительные сведения о биологических свойствах *S. boreas* в Баренцевом и Белом морях.

Анализ размерного состава баренцевоморской популяции, населяющей глубины 15—40 м в открытых губах, показывает наличие в ней по меньшей

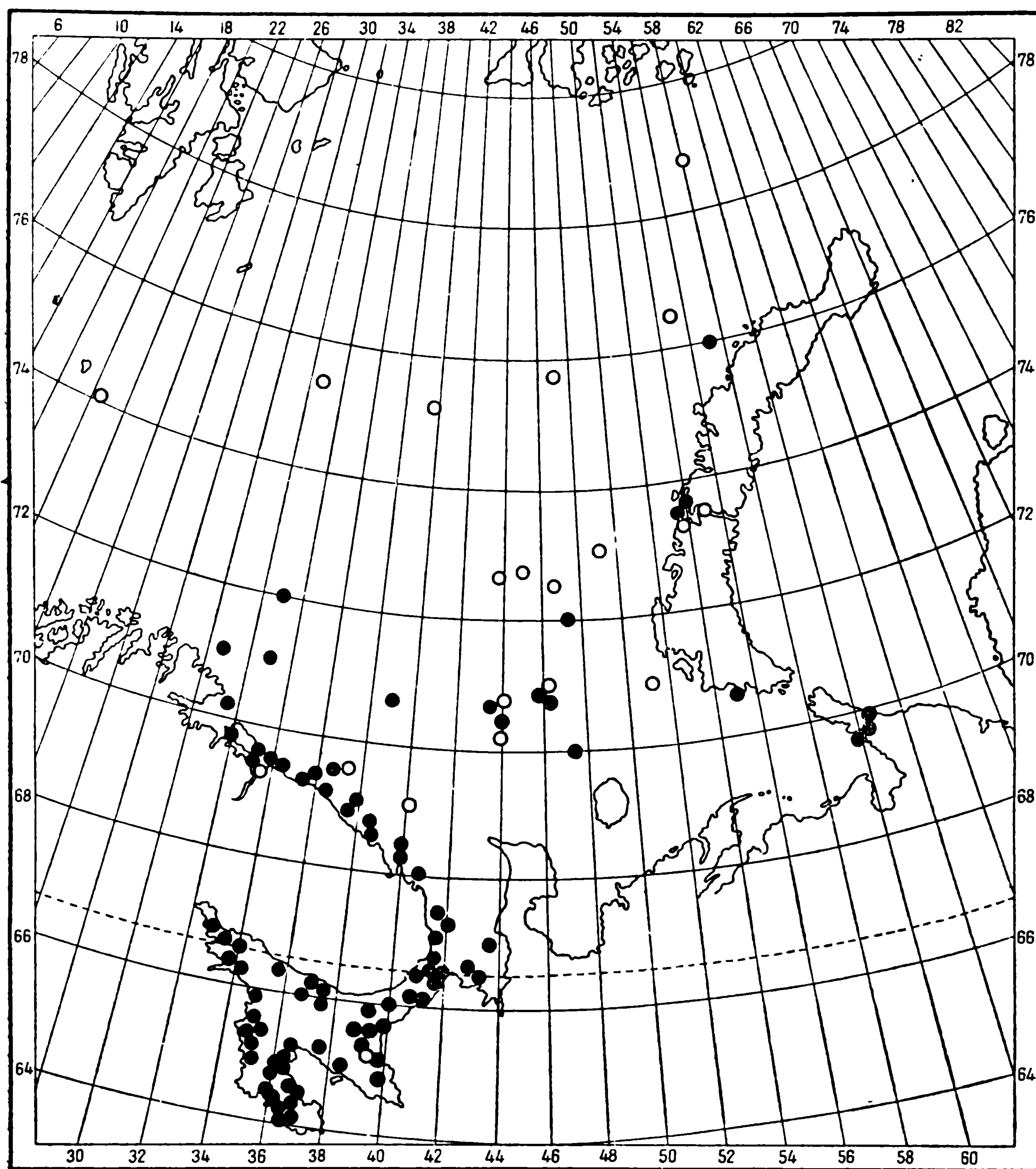


Рис. 22. Распространение *Sclerocrangon boreas* (*темные кружки*) и *S. ferox* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

мере следующих возрастных групп: молодь на 1-м году жизни занимает размерные группы от 20 до 35—40 мм (табл. 5); особи на 2-м году жизни переходят в размерные группы от 35—40 до 50—55 мм; среди более крупных особей имеется, по-видимому, еще трех- и четырехлетки (2+ и 3+). Большее число первых приходится на размерную группу 65—70 мм, а вторых — 75—80 мм. Самые крупные особи в Баренцевом море имели длину тела 84 мм.

Размножающиеся самки появляются только в размерной группе 55—60 мм; следовательно, половая зрелость наступает у них на 3-м году жизни. Значительная часть самок размножается дважды в жизни на 3-м и на 4-м году.

В Бассейне и заливах Белого моря популяция *S. boreas* состоит, очевидно, из 3—4 возрастных групп (табл. 5).

1-я группа в возрасте менее 1 года имеет размеры от 20 до 40—45 мм; 2-я — от 1 до 2 лет занимает размерные группы от 40 до 60—65 мм; 3-я — от 2 до 3 лет имеет размеры от 60 до 70—75 мм; особи крупнее 75 мм, по-видимому, имеют возраст от 3 до 4 лет. Во всяком случае совершенно несомненно, что продолжительность жизни особей этого вида превышает 3 года. Единичные крупные самки со свежеотложенной икрой были найдены здесь в июле.

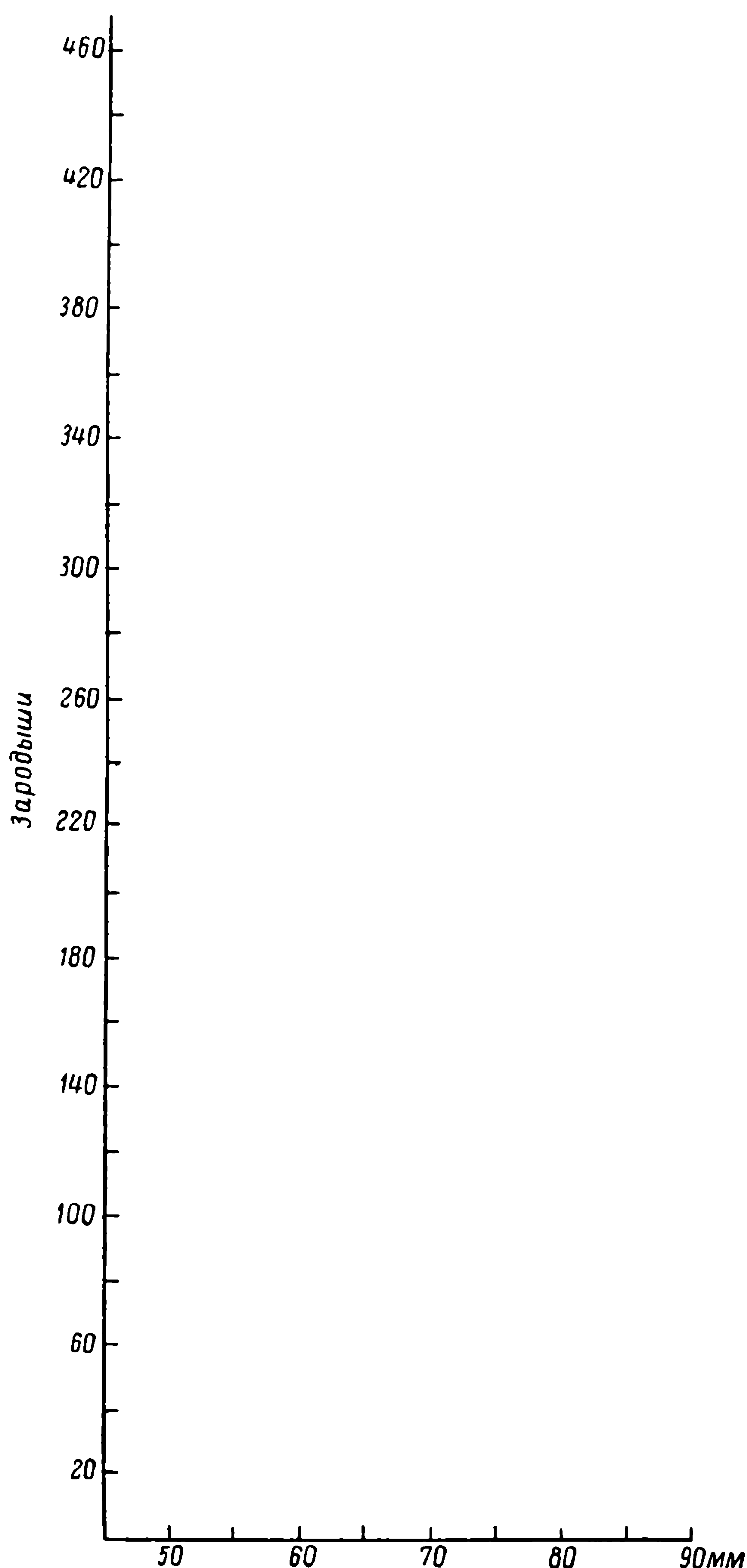


Рис. 23. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Sclerocrangon boreas*, обитающих в прибрежных водах Восточного Мурмана.

Размножающиеся самки за весь период наших работ в Баренцевом море имели длину тела от 51 до 86 мм и плодовитость — от 28 до 458 (рис. 23). Статистическая обработка этого небольшого материала дала следующие результаты: средняя длина тела размножающихся самок 69.5± 1.5 мм, среднее квадратическое отклонение ±8.8±1.0 и вариационный коэффициент 11.5±1.4%; среднее количество вынашиваемых самкой зародышей 195±17, среднее квадратическое отклонение ±101±12 и вариационный коэффициент 51.8±7.7%; коэффициент корреляции между длиной тела и плодовитостью ±0.81±0.06, а коэффициент регрессии 9±1.

Как видно, между длиной тела и плодовитостью наблюдается хорошо выраженная прямая корреляция, однако изменчивость плодовитости почти в 5 раз шире изменчивости длины тела размножающихся самок.

Цикл размножения ввиду недостатка материала полностью установить не удалось. Известно лишь, что у побережья Восточного Мурмана зрелые овоциты в гонадах находились у разных особей с декабря по август, а самки с отложенной икрой добывались с января по июнь, причем в мае зародыши находились на последних стадиях развития.

В Бассейне и заливах Белого моря цикл размножения напоминает баренцевоморский цикл, но из-за малочисленности материала он остался до конца не изученным. В апреле было поймано множество самок со зрелыми овоцитами в гонадах, а в июле попадались с зародышами, уже имеющими конечности и пигментированные глаза. Возможно, что икрометание происходило в мае при температуре воды около —1°. Вместе с этим в конце августа и в сентябре самки с только что отложенной икрой встречались чаще, чем самки с поздними стадиями развития зародышей. Все размножающиеся самки добыты здесь на глубине 21—38 м при температуре воды от 3.7 до 11.6°, при солености от 26 до 27.7‰ и при содержании растворенного в воде кислорода от 66.6 до 93.3% насыщения.

Беломорские размножающиеся самки имели длину тела от 69 до 80 мм (в среднем 76.3) и вынашивали от 38 до 296 зародышей (в среднем 161). Это дает основание полагать, что беломорские размножающиеся самки крупнее баренцевоморских, но менее плодовиты. Однако отсутствие зимних сборов, когда, очевидно, происходит массовая откладка яиц, не дает возможности считать это предположение полностью достоверным.

В коллекциях Зоологического института АН СССР среди сборов Н. М. Книповича встречаются более крупные особи: в Белом море, около мыса Вепревского, добыта самка с длиной тела 98.5 мм и вынашивавшая 256 зародышей; в Баренцевом море, в районе мыса Святой Нос, добыта самка с длиной тела 92.3 мм и вынашивавшая 314 зародышей. Таким образом, наше заключение о том, что беломорские самки крупнее баренцевоморских и менее плодовиты, подтверждается и сборами Н. М. Книповича.

Баренцевоморская популяция в 1000 особей содержит в своем составе 254 размножающихся самки, вынашивающие 49 500 зародышей; беломорская популяция содержит 326 размножающихся самок, вынашивающих 52 500 зародышей.

Литературные сведения о биологии и распределении *S. boreas* очень скудные (Дерюгин, 1915; Wollebaek, 1908; Stephensen, 1913, 1935; Dons, 1915; Grieg, 1927b). В Кольском заливе этот вид добывался на глубине 2—80 саженей; у берегов северной Норвегии на глубине 5—280 м при температуре от —1.15 до +4.5° и у западных берегов Гренландии преимущественно на глубине от 8 до 100 м при температуре 0.5—5° и при солености 32.5—33.5‰. Икряные самки у берегов Норвегии встречены в марте—апреле и в июне—сентябре, а у берегов Гренландии — в августе. В норвежских водах самые крупные экземпляры имеют длину 113 мм, а у побережья Гренландии — 106 мм.

Изложенный материал позволяет определить следующие биологические свойства *S. boreas* в Баренцевом и Белом морях.

1. В южной части Баренцева моря более или менее массовые поселения *S. boreas* образует только в открытых губах на глубине до 40 м при температуре воды от 0 до 6° и при солености не ниже 31‰. В Бассейне и заливах Белого моря этот вид более многочислен и образует массовые поселения в восточной и северо-восточной частях Бассейна и в северной части Онежского залива, обитая при температуре воды от —1.4 до +14° и при солености 25—30‰.

2. Половая зрелость наступает в возрасте не менее 2 лет; по достижении половой зрелости самки размножаются 1 или 2 раза в жизни и живут не более 4 лет. Самые крупные самки в Баренцевом море достигают длины тела 86 мм, а в Белом море — 80 мм.

3. В Баренцевом море икроносные самки добывались с января по июль, массовая откладка яиц происходит, по-видимому, в декабре—январе при температуре воды около 0—2° Заканчивается развитие зародышей в конце мая—начале июня.

В Белом море массовая откладка яиц наблюдалась в августе—сентябре и позднее при температуре от 3.7 до 11.6°, при солености 26.0—27.7‰ и при содержании кислорода от 66.6 до 93.6% насыщения. Некоторая часть особей откладывает яйца, видимо, в мае при температуре воды около —1.0°.

4. Икряные самки в Баренцевом море имели длину тела от 70 до 86 мм (среднее 69.5) и вынашивали в среднем 195 зародышей. В Белом море длина тела икроносных самок колебалась от 69 до 80 мм (среднее 76.5), а каждая самка в среднем вынашивала 161 зародыша. Таким образом, средняя длина тела баренцевоморских размножающихся самок уступает средней длине тела беломорских.

Изменчивость плодовитости в Баренцевом море почти в 5 раз более широкая, чем изменчивость длины тела размножающихся самок.

Материал по биологии этого вида недостаточен, и приводимые здесь сведения, являясь предварительными, могут быть существенно изменены при дальнейшем исследовании.

Sclerocrangon ferox (Sars)

Этот высокоарктический вид в наших сборах не обнаружен вовсе, так как более или менее постоянные поселения его обычно располагаются к северу или к востоку от района наших работ (рис. 22). Тем не менее в целях сравнения некоторых биологических свойств двух близких видов одного рода мы ознакомились с экземплярами из коллекций Зоологического института АН СССР.

Как это ни странно, но наиболее массовые поселения этого вида обнаружены вблизи побережья Восточного Мурмана, значительно южнее 70° с. ш. (40 особей за одно траление; сборы Н. М. Книповича, 1901 г.); во всех более северных местонахождениях в Баренцевом море добывались лишь единичные особи.

В Баренцевом море южная и западная границы расселения этого вида в полном соответствии с высказанным ранее заключением Дерюгина (1923) повторяют собой границы Арктической области. На западе он доходит до Медвежьего острова, но не опускается здесь южнее 74-й параллели; на востоке опускается до 70-й параллели, но не идет западнее 44-го меридиана; наконец, южнее 70-й параллели на некотором удалении от берегов Восточного Мурмана продвигается почти до 39-го меридиана.

В Баренцевом море *S. ferox* располагается на глубинах от 77 до 318 м и живет (в течение лета) при температурах от +1 до —1.58°, соленость во всех случаях не опускается ниже 34‰, а содержание растворенного в воде кислорода колеблется около 90% насыщения (самое высокое содержание кислорода 89.7, а самое низкое — 88.8).

В Белом море был обнаружен лишь 1 экз. этого вида (Алпатов, 1923). Ни в сборах Дерюгина (1928), ни при наших работах он здесь не встречался. Поэтому существование постоянных поселений этого вида в Белом море весьма сомнительно.

В просмотренных нами коллекциях наиболее крупные самки имели длину тела около 115 мм, а длина тела самцов не превышала 100 мм. Самые мелкие особи имели длину тела немногим более 30 мм.

На основании промеров 40 особей, добытых Н. М. Книповичем поблизости от берегов Восточного Мурмана на глубине 195 мм, можно сделать предварительное представление о размерном составе популяции этого вида:

Длина тела (мм)	30 — 40	40 — 50	50 — 60	60 — 70	70 — 80	80 — 90	90 — 100	100 — 110
Число особей	7	8	7	3	2	6	6	1

Имеется некоторое основание считать, что в баренцевоморской популяции представлено не менее 3 возрастных групп особей: молоди текущего года рождения с длиной тела до 60—80 мм, особей на 2-м году жизни с длиной тела от 70 до 100 мм и особей на 3-м году жизни, достигающих длины (в этом случае) 110 мм. Таким образом, весьма возможно, что продолжительность жизни *S. ferox* примерно на 1 год меньше, чем у *S. boreas*; кроме этого, *S. ferox* отличается несколько большей скоростью роста и более крупными размерами тела.

Среди изученных нами 53 особей, добытых в июне—июле, оказалось 9 икряных самок. Приводим полностью сведения о длине тела и плодовитости этих самок:

										Среднее
Длина тела (мм) .	92.1	94.2	97.3	98.3	98.6	99.6	101.0	103.5	114.2	99.9
Индивидуальная плодовитость	72	124	103	51	149	144	135	141	151	119

Очевидно, размножающиеся самки этого вида имеют значительно более крупные размеры тела по сравнению с таковыми самок *S. boreas*, а плодовитость — столь же значительно пониженную. Заметим, что икринки *S. ferox* примерно в 2 раза крупнее икринок *S. boreas* (в фиксированном состоянии икринки имеют диаметр до 4.1 мм). У всех самок зародыши находились на самых ранних стадиях развития; по-видимому, сроки размножения обоих видов совпадают.

Sabinea septemcarinata (Sabine)

В Баренцевом море *S. septemcarinata* широко распространен и может быть встречен в любом районе и на любой глубине. На север он поднимается до Земли Франца-Иосифа, а на востоке обнаружен вдоль всего побережья Новой Земли. Наиболее частые и массовые местонахождения прижимаются к побережью Восточного Мурмана и затем идут на северо-восток по краю Канинско-Колгуевского мелководья (рис. 24). Обращает на себя внимание, что этот вид практически отсутствует в Горле Белого моря и в Онежском заливе южнее Соловецких островов.

Всего за период наших исследований в Баренцевом море было собрано и обработано 407 особей (в том числе 54 размножающихся самки), из которых 145 добыто на глубине более 100 м, 175 — от 50 до 100 м и 87 — до 50 м. Кроме этого, в 1939—1940 и в 1949—1950 гг. было добыто еще 350 особей, среди которых оказалось 88 икряных самок, но этот материал из-за неудачной фиксации биологическому анализу не подвергался и был использован только для определения сроков размножения.

О плотности поселений этого вида дают представление следующие цифры: в местообитаниях на глубине более 100 м за одно траление в среднем добывалось 5 особей (максимум 54), на глубине от 50 до 100 м — 10 особей (максимум 65) и на глубине менее 50 м — 4 особи (максимум 12). Совершенно очевидно, что в южной части Баренцева моря *S. septemcarinata* тяготеет к берегам и предпочитает глубины от 50 до 100 м; здесь он встречается чаще и образует более плотные поселения. Тем не менее на большие глубины он распространяется охотнее, чем на меньшие.

В Белом море *S. septemcarinata* распространен довольно широко, но массовые поселения образует в восточной части Бассейна на глубине 40—60 м; за одно траление здесь добывалось до 121 особи. В среднем каждый беломорский трал приносил 12 особей. Следовательно, в Белом море этот вид образует заметно более массовые поселения, чем в Баренцевом. К сожалению, из беломорских сборов нами обработано только 197 особей, в том числе 49 размножающихся самок.

В Баренцевом море *S. septemcarinata* обитает преимущественно при температурах воды от 1.0 до 5° (единичные особи до 12°), при солености около $34^0/_{00}$ и при содержании растворенного в воде кислорода от 85 до $112^0/_0$ насыщения, а в Белом — при температуре от —1.4 до +14° и при солености от 25 до $30^0/_{00}$. Массовые поселения в Белом море этот вид образует при

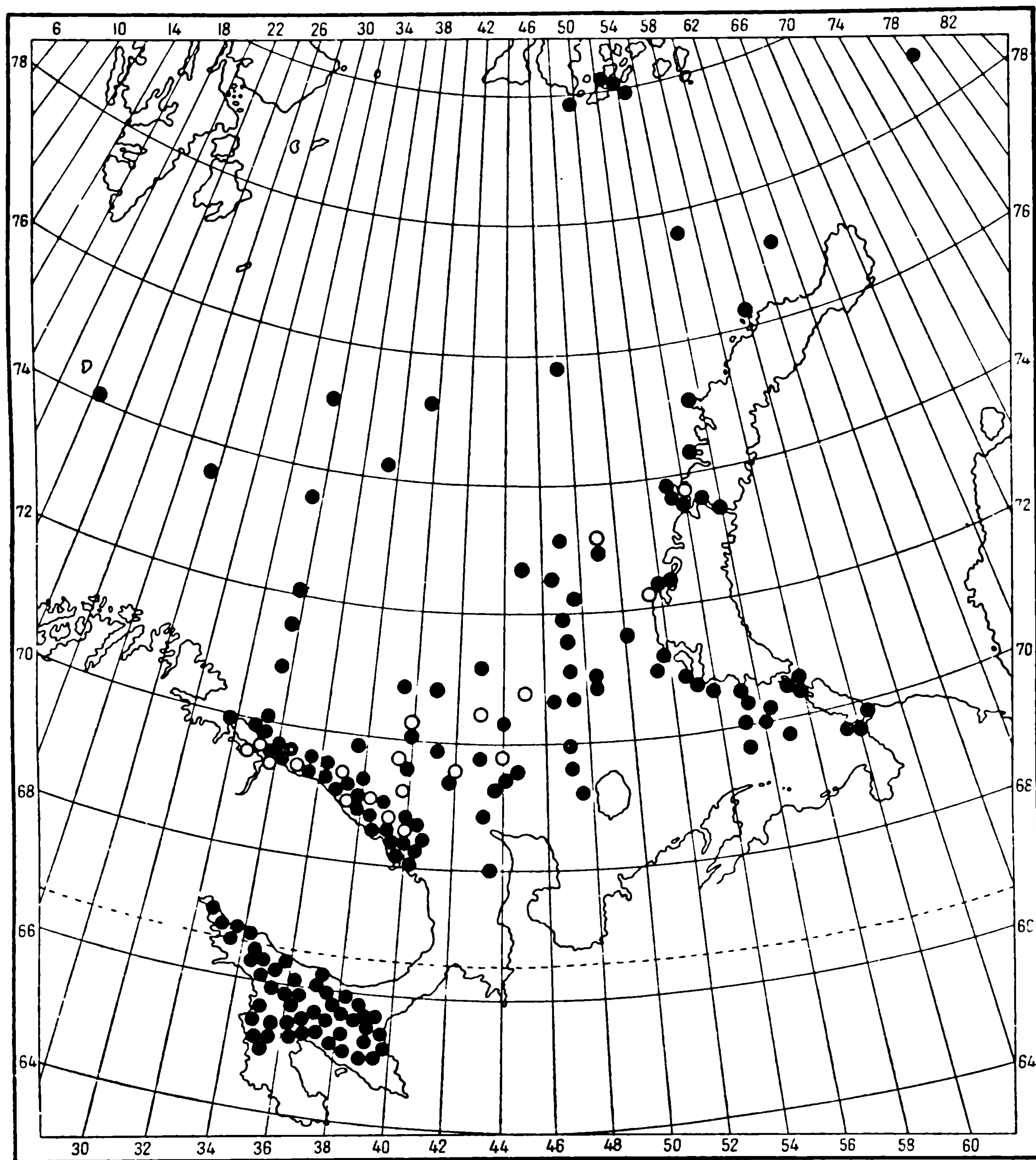


Рис. 24. Распространение *Sabinea septemcarinata* (*темные кружки*) и *S. sarsi* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

температуре от —1.4 до +4° и при солености 26—$28^0/_{00}$. Содержание растворенного в воде кислорода в течение лета колеблется здесь от 67 до 82% насыщения.

Первой работой, содержащей сведения о биологии *S. septemcarinata*, служит сводка Воллебека (Wollebaek, 1908), в которой автор указывает, что у побережья северной Норвегии этот вид живет на глубине от 30 до 450 м. Половая зрелость наступает, по-видимому, в возрасте 1—2 лет при длине тела 37 мм и больше. Икроносные самки добывались с середины марта до конца апреля, в июне у самок были уже сформировавшиеся личинки, а часть самок к этому времени закончила размножение. Одновременно с этим в июне, июле и августе снова появляется много самок с недавно от-

ложенной икрой. Воллебек предполагает, что яйца, отложенные летом, заканчивают развитие к осени, таким образом, *S. septemcarinata* размножается дважды в году. Работы других авторов (Дерюгин, 1915; Stephensen, 1913, 1935; Dons, 1915; Grieg, 1927b) мало что добавляют к сведениям Воллебека. В Кольском заливе *S. septemcarinata* найдена на глубине 25—180 саженей, причем икряные самки встречались в июне и июле. У берегов западной Норвегии этот вид добывался на глубине 60—215 м при температуре воды от —1.15 до +4.2°, а у берегов западной Гренландии — на глубине более 100 м, причем икряные самки встречены в августе и сентябре, личинки же в планктоне на глубине 150—760 м ловились в июле и августе.

В нашем материале беломорские особи крупнее баренцевоморских, что хорошо видно из представленных данных, показывающих размерный состав популяций. В обоих морях популяция, по-видимому, составлена 3 возрастными группами:

Длина тела (мм) 30	— 35	— 40	— 45	— 50	— 55	— 60	— 65	— 70	— 75	— 80
Баренцево море, район губы Дальне-Зеленецкой, глубина 185 м .	189	69	364	138	189	17	34	0	0	0
Белое море, район Унской губы, глубина 46 м	58	32	23	45	91	159	320	227	0	45

В Баренцевом море особи в возрасте до 1 года занимают размерные группы до 40—45 мм; особи в возрасте от 1 до 2 лет занимают размерные группы от 45 до 60 мм; особи старше 2 лет занимают размерные группы свыше 55—60 мм. В приведенном примере самые крупные особи имели длину тела не более 64 мм. Заметим, что вообще самые крупные особи (размножающиеся самки), встреченные в Баренцевом море, достигали 81 мм длины, имея, по-видимому, возраст более 4 лет. В Белом море популяция также представлена 3 возрастными группами: особи в возрасте до 1 года достигают длины тела 50—55 мм; особи в возрасте от 1 до 2 лет (уже половозрелые) занимают размерные группы от 55 до 70 мм; особи старше 2 лет имеют размер 75—80 мм. Укажем, что самые крупные, нередко встречающиеся здесь особи имели длину тела до 85 мм и возраст, видимо, около 4 лет.

Основным биологическим отличием беломорских особей служит их заметно бо́льшая скорость роста, что проявляется главным образом в течение первых двух лет жизни.

В пределах юго-восточной части Баренцева моря (на глубинах от 67 до 380 м) размножающиеся самки встречаются в течение круглого года, причем из 142 добытых самок у 72 зародыши находились на стадии образования и пигментации глаз (такие самки встречались в течение круглого года), что в известной мере может свидетельствовать о том, что эта стадия развития является наиболее длительной. Самки с только что отложенными и дробящимися яйцами были добыты в количестве 67 (с мая по сентябрь при температуре воды около 2—3°); самки в количестве 3 штук с вполне сформировавшимися личинками в момент вылупления были встречены только в июне и июле. По-видимому, последние стадии развития эмбрионов проходят очень быстро, так как в противном случае самки, готовые к выметыванию зародышей, встречались бы в большем количестве. Поэтому у нас нет оснований ограничивать период выхода молоди только указанными двумя летними месяцами, не исключена возможность того, что и эта стадия размножения занимает значительную часть года.

В Кандалакшском заливе и в Бассейне Белого моря на глубинах от 8 до 79 м при температуре от —0.8 до +14° и при солености 26.2—30.0‰ с июня по сентябрь (зимних сборов не производилось) было добыто 49 икроносных самок, причем 46 из них имели зародышей на стадии образова-

ния и пигментации глаз и только 3 были с недавно отложенными яйцами на стадии дробления. Совершенно несомненно, что и в Белом море размножение этого вида охватывает значительную часть года: яйца, из которых к июню зародыши развились до стадии пигментированных глаз, могли быть отложены не позднее апреля—мая (при температуре около —1°).

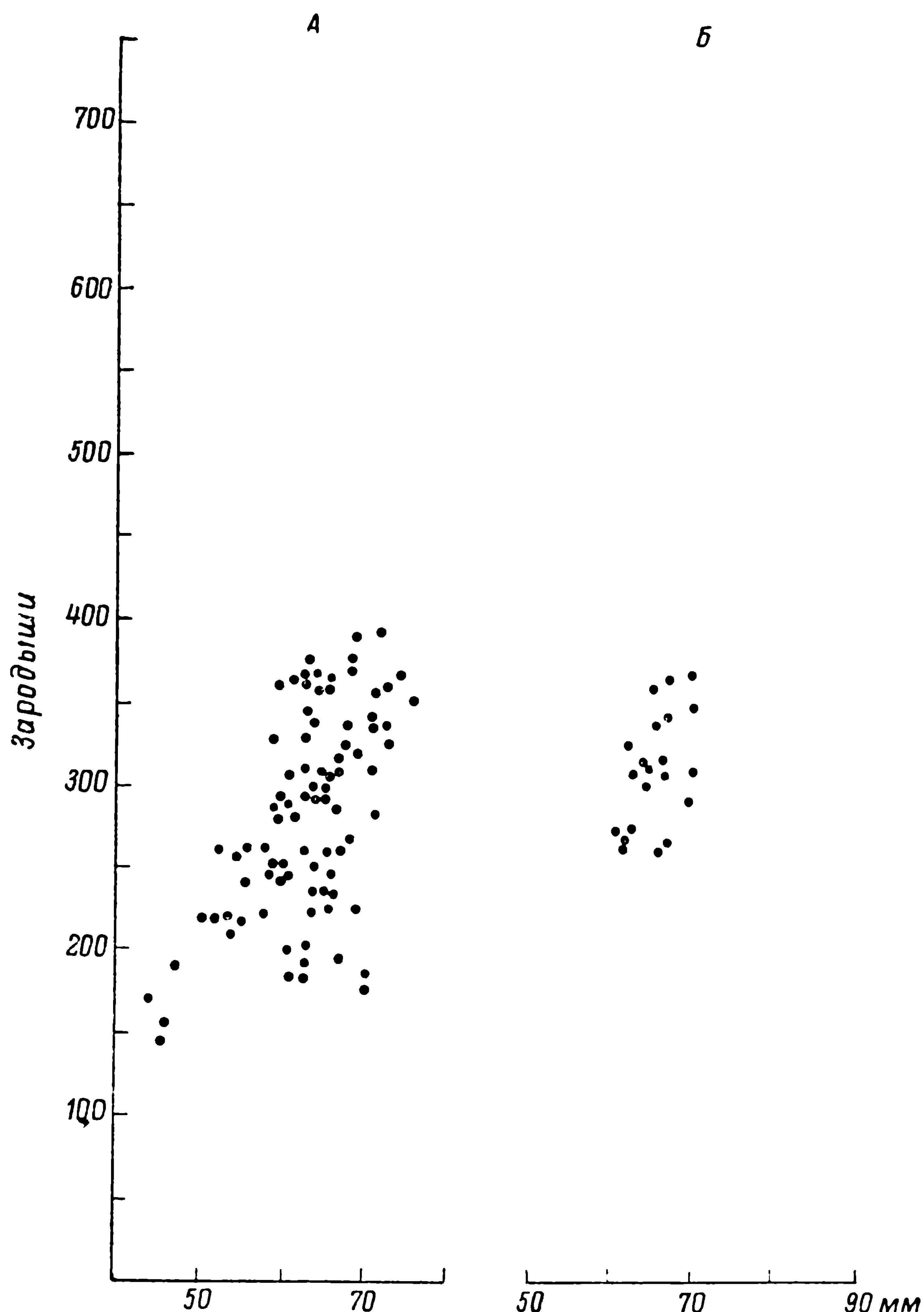


Рис. 25. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Sabinea septemcarinata*, обитающих в Баренцевом (*А*) и Белом (*Б*) морях.

Вместе с этим яйца, отложенные в сентябре, не могли закончить развитие раньше начала весны. Таким образом, и здесь размножение не обнаруживает приуроченности к какому-либо определенному сезону и практически идет в течение круглого года.

Индивидуальная плодовитость колеблется в довольно широких пределах не только у самок различных популяций и различных размеров, но и в пределах одной и той же размерной группы (рис. 25).

Статистическая обработка материала показала, что беломорские размножающиеся самки крупнее и плодовитее баренцевоморских (см. Приложе-

ние). Малое число вариантов обусловило во всех случаях довольно высокую среднюю ошибку, поэтому мы должны сказать несколько слов о степени достоверности различий между сравниваемыми статистическими величинами. Вычисление коэффициента достоверности показало, что различия между двумя баренцевоморскими популяциями малодостоверны, недостоверны или малодостоверны здесь и коэффициенты корреляции между плодовитостью и длиной тела. При сравнении же баренцевоморских и беломорских особей вполне достоверными оказываются различия в средней длине тела, коэффициенте регрессии и даже коэффициенте корреляции. Различия же в абсолютных размерах плодовитости, в средних квадратических отклонениях и в одноименных вариационных коэффициентах малодостоверны. Поэтому приведенные нами сведения следует пока считать предварительными, показывающими лишь порядок величин и направление их изменчивости.

Обращает на себя внимание тот факт, что изменчивость плодовитости во всех популяциях *S. septemcarinata* в 5—6 раз более широкая, чем изменчивость длины тела размножающихся самок. Изменение длины тела на 1 мм у баренцевоморских самок сопровождается соответствующим изменением плодовитости на 8—8.5 зародышей:

Средняя длина тела (мм) . . .	37.5	42.5	47.5	52.5	57.5	62.5
Глубина от 50 до 100 м	125?	175?	118	219	225?	325?
Глубина более 100 м	—	125?	158	202	211	—

у беломорских — на 13.3:

Средняя длина тела (мм) . .	57.5	62.5	67.5	72.5	77.5	82.5
Бассейн и заливы .	200	272	356	625	558	225

Таким образом, плодовитость беломорских самок возросла относительно больше, чем размеры тела. Сопоставляя плодовитость и размерный состав самок различных популяций, кажется, что вернее считать беломорских самок и более плодовитыми, и быстрее растущими.

Теперь определим количество зародышей, продуцируемых на единицу живого веса самки. Пользуясь графиком на рис. 26, определяем, что средний вес размножающихся самок составляет в Баренцевом море на глубине более 100 м 1.80 г и на глубине 50—100 м — 1.92 г. Беломорские размножающиеся самки имеют вес в среднем 4.22 г. В соответствии с этим на 1 г живого веса в Баренцевом море образуется около 100 зародышей, а в Белом — только 81.

Количество откладываемых самкой яиц еще не всегда говорит о числе фактически вынашиваемых ею зародышей, так как довольно часто многие яйца остаются неоплодотворенными. В Баренцевом море 51.8% размножающихся самок имели не все оплодотворенные яйца. Количество неоплодотворенных яиц колебалось от 0.2 до 17.5%, составляя в среднем около 3.5%, а в Белом море — 58.8%. Количество постепенно отмирающих яиц здесь составляло от 0.2 до 77.0%, в среднем 13.9%. Если средняя плодовитость беломорских самок за весь период наблюдений (241 зародыш) на 32.5% выше плодовитости баренцевоморских самок (не более 182 зародышей), то в первом случае количество неоплодотворенных яиц на 10.4% больше, чем во втором. Иными словами, фактически каждая размножающаяся самка в Белом море дает в среднем 209 зародышей, а в Баренцевом — 176; как видно, различия в размерах плодовитости несколько сглаживаются.

В Баренцевом море на глубине 50—100 м популяция в 1000 особей содержит в своем составе 476 размножающихся самок, на глубине более

100 м — 366, а в Бассейне и заливах Белого — 410. Учитывая индивидуальную плодовитость, определяем, что каждая 1000 особей дает в течение года соответственно: 91 900, 66 600 и 139 800 зародышей.

Из изложенного можно сделать следующие выводы.

1. В Баренцевом море *S. septemcarinata* живет преимущественно на глубинах не менее 50 м, хотя единичные особи могут быть встречены и у са-

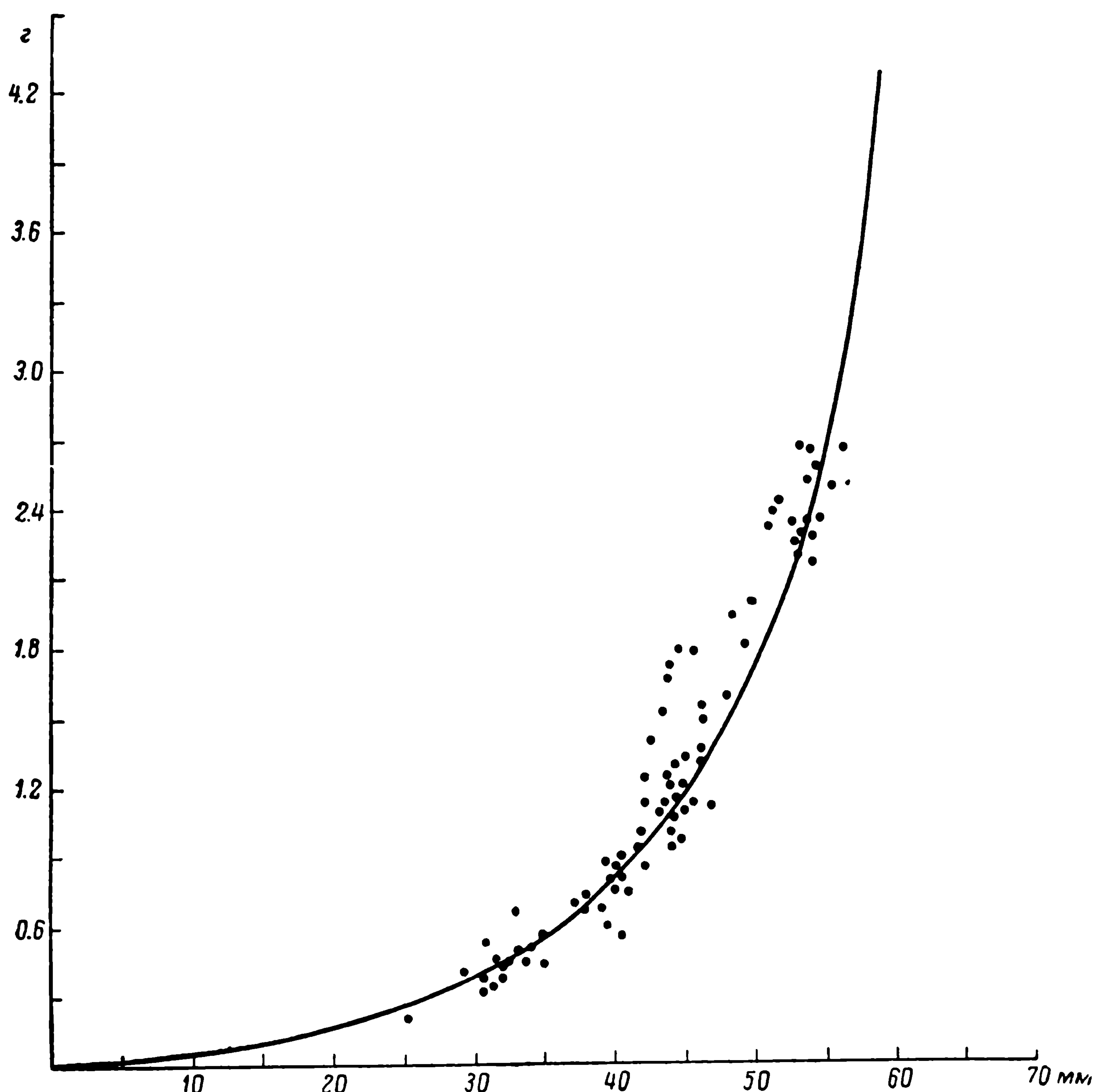


Рис. 26. Длина тела и живой вес *Sabinea septemcarinata*.

мой границы отлива. Сезонные и локальные колебания температуры в местах обитания этого вида наблюдаются от —1.3 до +12° (преимущественно от 1 до 5°), солености не ниже 34‰ и содержания растворенного в воде кислорода от 88 до 112% насыщения.

В Белом море *S. septemcarinata* образует массовые поселения на глубине 40—60 м при сезонных колебаниях температуры от —1.4 до +4° и при солености 26—28‰; содержание растворенного в воде кислорода в течение лета может здесь падать до 67% насыщения (зимних наблюдений не было). Единичные особи живут в Белом море при температуре до 14° и при солености от 25 до 30‰.

В Белом море плотность поселений *S. septemcarinata* более высокая, чем в Баренцевом.

2. Самые крупные особи в Баренцевом море имеют длину тела 83.4 мм, а в Белом — 85.0 мм.

В Баренцевом и в Белом морях продолжительность жизни особей одинакова и обычно не превышает 3 лет, но единичные самки, видимо, могут жить до 4 лет.

Для беломорских особей характерна более высокая по сравнению с баренцевоморскими скорость роста, что особенно проявляется в течение первых двух лет жизни. Если в возрасте 1 и 2 лет беломорские особи крупнее баренцевоморских на 10 мм, то в возрасте 4 лет — только на 4 мм.

3. Половая зрелость, как правило, наступает в начале 2-го года жизни, и самки размножаются один раз в год в течение 2, максимум 3 лет.

В Баренцевом море икрометание происходит с мая по сентябрь при температуре воды 2—3°, развитие отложенной икры заканчивается к июню—июлю будущего года, т. е. продолжается около 12 месяцев.

В Белом море икрометание происходит с апреля по сентябрь при температуре воды от —1 до +14°, развитие заканчивается, видимо, ранней весной при температуре воды около —1°

4. В Баренцевом море средняя длина тела размножающихся самок различных популяций колеблется от 49.9 до 52.3 мм, а каждая самка вынашивает в среднем от 173 до 182 зародышей. В Бассейне и заливах Белого моря средняя длина тела размножающихся самок составляет 65.7 мм, а плодовитость — 241 зародыш.

Sabinea sarsi Smith

Массовые поселения этого вида обнаружены нами в южной и юго-восточной частях Баренцева моря на расстоянии не ближе 10 миль от берега и на глубинах более 100 м. Температура воды здесь колебалась в разное время года от 1.5 до 4.0°, а соленость не опускалась ниже 34‰.

В самой западной части района наших работ (к западу от Териберки) *S. sarsi* подходит вплотную к берегам и встречается даже в губах на глубине 21 м, предпочитая глубины от 50 до 100 м.

К западу от Кольского залива этот вид обитает у берегов, а в открытом море, по-видимому, не встречается. В восточной же части Баренцева моря, наоборот, он не только отходит от берегов, но через Канинско-Колгуевский район переходит к Новой Земле, вдоль берегов которой поднимается до Маточкина Шара (рис. 24).

На глубине до 50 м за все время работы было добыто за 3 траления в местообитаниях этого вида 10 особей; размножающихся самок среди них не оказалось. На глубине от 50 до 100 м было собрано и обработано всего 111 особей, в том числе 12 размножающихся самок. В среднем за одно траление здесь добывалось 9 особей (максимум 44). На глубине более 100 м собрано и обработано всего 535 особей, в том числе 100 размножающихся самок. За одно траление в среднем добывалось 11 особей (максимум 28). Таким образом, совершенно ясно, что *S. sarsi* преимущественно живет и образует в среднем более плотные поселения на глубине более 100 м, хотя в некоторых случаях значительные скопления образует и на несколько меньшей глубине.

В Белом море не найден.

Литературные сведения о биологии и распределении *S. sarsi* весьма ограничены. Дерюгин (1915) сообщает, что в Кольском заливе этот вид живет на глубине 85—130 саженей и что икроносные самки встречаются в июле. Воллебек (Wollebaek, 1908) у берегов Норвегии находил его на глубине от 50 до 450 м. Этот же автор дает сведения о сроках размножения: в июле у самок в гонадах овоциты, а в первой половине сентября масса самок с икрой. В середине апреля развитие яиц обычно заканчивается.

В Баренцевом море наиболее крупные особи достигают длины тела 64 мм.

Сезонные изменения размерного состава популяции (табл. 6) не дают возможности заметить в ней более 2 возрастных групп: молоди текущего года рождения и взрослых особей на 2-м году жизни. Поэтому пока нет оснований считать, что общая продолжительность жизни превышает 2 года. Сравнивая размерный состав популяции в декабре и в июне, можно предположить, что в декабрьской популяции имелось некоторое количество особей (размножающихся самок) на 3-м году жизни, которые, закончив размножение, погибли в начале весны. Молодь, появившаяся в популяции в течение лета, в августе занимает размерную группу 25—30 мм, а к зиме вырастает настолько, что становится по величине неотличимой от остальной части популяции. К лету будущего года эта молодь достигает половой зрелости и размножается.

Таблица 6

Сезонные изменения размерного состава популяции в 1000 особей *Sabinea sarsi* в южной части Баренцева моря на глубине 110—210 м

Длина тела (мм)	VI	VIII	XII
60—65	0	21	21
55—60	22	61	41
50—55	86	147	103
45—50	90	161	190
40—45	438	220	239
35—40	215	283	166
30—35	108	0	125
25—30	21	105	115
20—25	20	0	0

Откладывание яиц начинается в июне и заканчивается в августе; в пределах всей популяции икрометание протекает при температуре 2—3° Развитие икринок заканчивается, видимо, в апреле—мае.

В 1949—1951 гг. размножающиеся самки имели длину тела от 38 до 62 мм и вынашивали от 81 до 498 зародышей, в среднем 179 (рис. 27).

Статистическая обработка материала, собранного на глубине более 100 м за весь период работ, дала следующие результаты: средняя длина тела размножающихся самок $48.7 \pm \pm 0.6$ мм, среднее квадратическое отклонение $\pm 6.3 \pm 0.4$ мм и вариационный коэффициент $12.9 \pm 0.9\%$; среднее количество зародышей, вынашиваемых одной самкой, 157 ± 8, среднее квадратическое отклонение $\pm 77 \pm 5$ и вариационный коэффициент $49.0 \pm 4.2\%$; коэффициент корреляции между плодовитостью и длиной тела $\pm 0.59 \pm 0.07$ и коэффициент регрессии 7.8 ± 0.1.

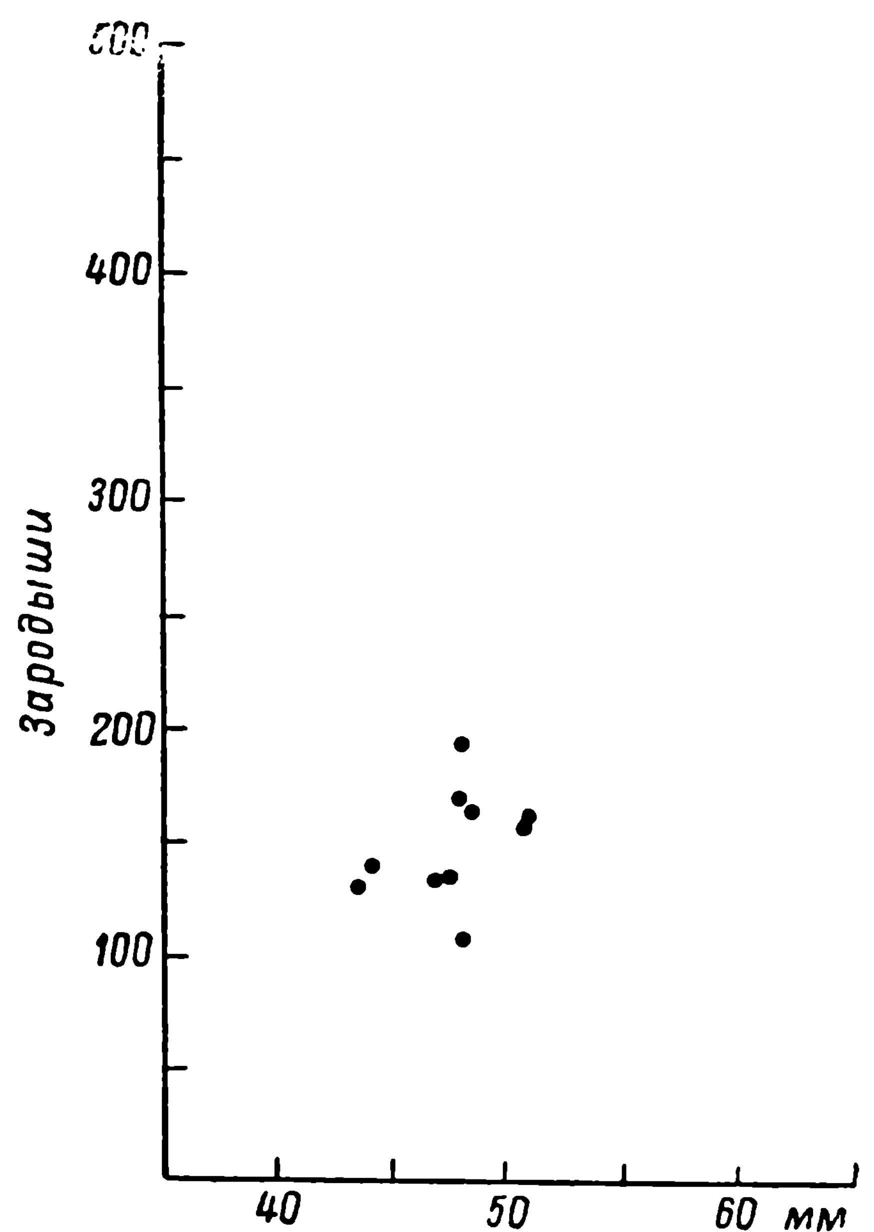


Рис. 27. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Sabinea sarsi*, обитающих в южной части Баренцева моря.

С глубины от 50 до 100 м за несколько лет работы, как уже сказано, было добыто всего лишь 12 размножающихся самок. Длина тела этих самок колебалась от 42 до 54 мм, составляя в среднем 46.3 мм. Каждая самка вынашивала от 38 до 287 зародышей, в среднем 153. Этот ограниченный материал позволяет лишь предположить, что у *S. sarsi* с уменьшением глубины поселений снижаются размеры тела половозрелых самок и их плодовитость.

Популяция в 1000 особей на глубине 50—100 м имеет в своем составе 108 размножающихся самок, вынашивающих 16 500 зародышей; на глубине более 100 м количество размножающихся самок увеличивается до 190, а количество вынашиваемых зародышей — до 29 800.

Pagurus pubescens (Kröyer)

В Баренцевом море *P. pubescens* широко распространен: в южной части от нижнего отдела литорали до самых больших глубин, на северо-западе поднимается до Шпицбергена, а на востоке, вдоль побережья Новой Земли, доходит до 77° с. ш. В центральной части моря далее 75° с. ш., по-видимому, не идет (рис. 28).

В южной части Баренцева моря поселения наибольшей плотности встречаются летом на литорали; в открытом море обычен, но больших скоплений не образует. Популяции, непосредственно тяготеющие к берегу и обитающие в открытом море, достаточно самостоятельны и никогда не смешиваются. Доказательством этому может служить то, что как молодь, так и взрослые прибрежной популяции используют в качестве домиков только раковины прибрежных моллюсков, а особи, обитающие в удалении от берегов, — моллюсков открытого моря.

Масса молоди, появляющейся на литорали в апреле, занимает раковины массовых литоральных моллюсков: *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *L. littorea*, *Buccinum grönlandicum*, *Purpura lapillus*, *Natica clausa* и некоторых других. В этих раковинах молодь живет не только на литорали, но к зиме, уходя в сублитораль, уносит их с собой до глубины 25—60 м. К весне по мере роста тела в качестве домика животные начинают использовать уже более крупные раковины *Buccinum undatum*, в которых они на следующее лето, будучи взрослыми особями, возвращаются на литораль.

В открытом море на глубинах 90—100 м и более молодь использует в качестве домиков раковины *Bella* sp., *Buccinum finmarchianum*, молодых *Sipho islandicus* и *Volutopsis norvegicus*, а взрослые — крупные раковины последних двух видов и главным образом *Neptunea despecta*.

В течение всего периода наблюдений в прибрежной зоне не было поймано ни одной особи, использующей в качестве домика раковины моллюсков открытого моря, в равной мере не было добыто особей в открытом море, поселившихся в раковинах прибрежных моллюсков. Сколько-нибудь существенных морфологических отличий между особями, населяющими прибрежную зону и открытое море, нам установить не удалось.

Учитывая сезонные миграции, следует признать, что прибрежная популяция *P. pubescens* живет при температуре от 1 до 13°. В какой-либо мере опресненных участков этот вид в Баренцевом море обычно избегает и встречается при солености не ниже $33^0/_{00}$. Содержание растворенного в воде кислорода в его местообитаниях не опускается ниже 90% насыщения и может подниматься до 120% и более. Популяция открытого моря живет в более постоянных условиях: колебания температуры здесь в пределах от 1.5 до 5°, соленость около $34^0/_{00}$, а содержание растворенного в воде кислорода в разное время года изменяется от 85 до 110% насыщения.

В Воронке и северной части Горла Белого моря, примерно до о. Сосновца, сохраняются эти 2 популяции, но уже замечается их смешивание. Особи, живущие в нижнем отделе литорали, имея длину карапакса от 4.5 до 14.0 мм, используют в качестве домиков раковины *Buccinum grönlandicum*, *B. undatum* и *Natica clausa*. В сублиторали на глубине 50—70 м обитают, видимо, только взрослые особи с длиной карапакса от 17.3 до 23.5 мм, которые используют в качестве домика раковины *Neptunea despecta* и *Buccinum undatum*; последний, однако, никогда не добывался здесь на этих глубинах, но в значительном количестве встречался у самых бере-

гов на глубине 3—6 м, а нередко и на литорали. Поэтому остается предположить, что *P. pubescens* принес эти раковины на глубины 50—70 м с участков, непосредственно примыкающих к берегам. Тем не менее должно быть отмечено, что на литорали и на малых глубинах в сублиторали особи в раковине *Neptunea despecta* найдены не были. Следовательно, на литорали и на участках, непосредственно примыкающих к ней, живут только моло-

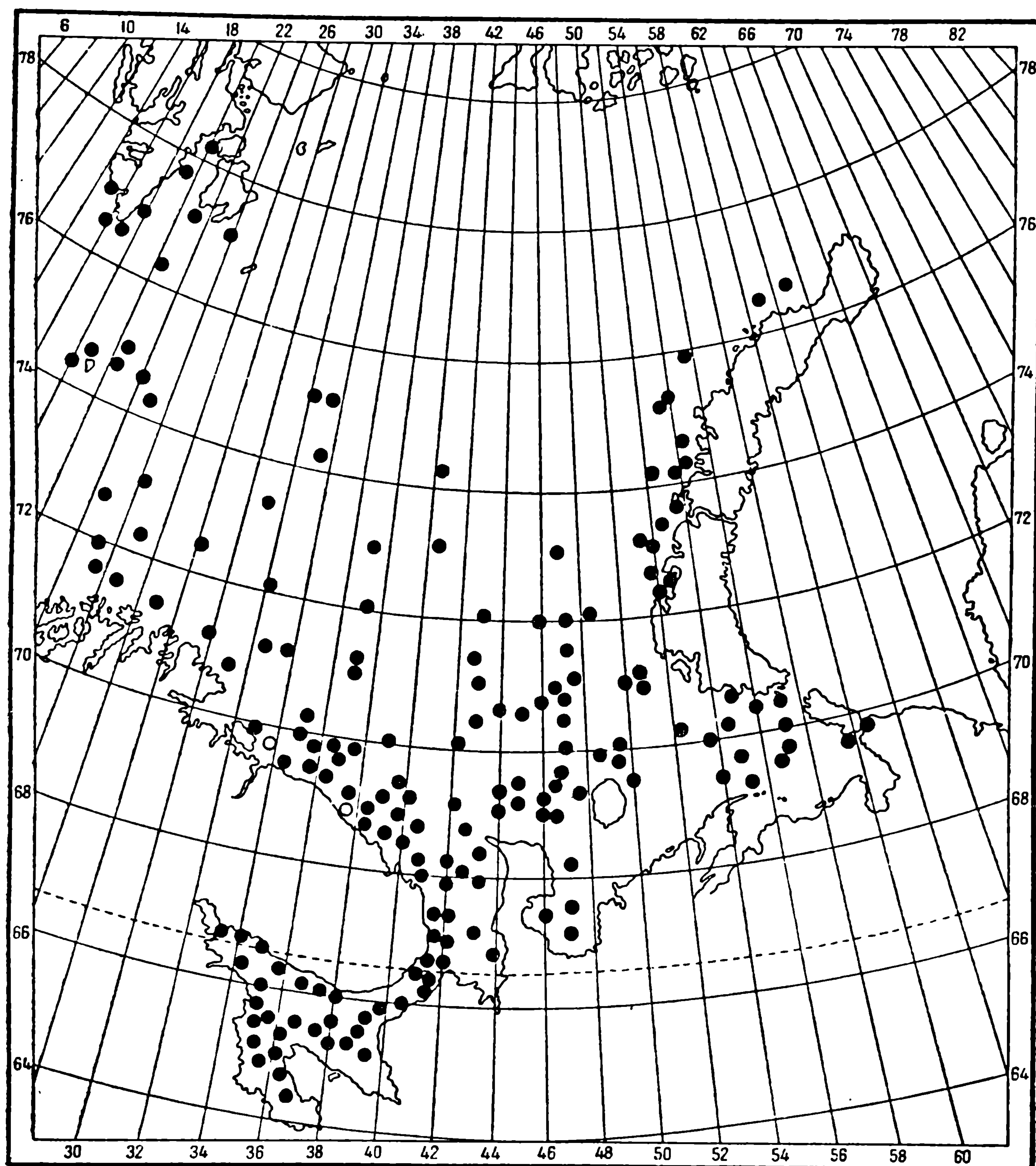


Рис. 28. Распространение *Pagurus pubescens* в Баренцевом и Белом морях.

дые особи, которые постепенно (по мере роста) опускаются в сублитораль и отходят от берегов.

В самом Белом море этот вид встречается повсюду, но особенно значительные скопления его обнаружены в северной части Онежского залива и в примыкающем к ней участке Бассейна на глубинах от 29 до 54 м. Нигде на литорали или на глубинах менее 12 м *P. pubescens* найден не был. Здесь этот вид живет при сезонных колебаниях температуры от —1.4 до +12°, при солености 25—27‰ и при содержании кислорода от 67 до 90% насыщения (в период с июня по сентябрь; зимних наблюдений не было).

Из всего собранного за период исследований материала нами было обработано из Баренцева моря: с глубины до 50—60 м 896 особей, в том числе

99 размножающихся самок; с глубины более 60 м — 2486 особей, в том числе 82 размножающиеся самки. В Воронке и Горле Белого моря собрано и обработано 263 особи, в том числе только 4 размножающиеся самки. В Бассейне и заливах Белого моря собрано и обработано 260 особей, в том числе 67 размножающихся самок. Напомним, что в Баренцевом море в течение ряда лет сборы производились круглогодично, а в Белом — с мая по октябрь.

Откладывание яиц у самок этого вида, как и у множества других десятиногих раков, происходит осенью или в начале зимы, поэтому мы должны были бы ожидать, что относительное число размножающихся самок в баренцевоморском материале должно быть бо́льшим, чем в беломорском. Между тем в материале упомянутых четырех популяций относительное число размножающихся самок оказалось:

Баренцево море	Белое море
Глубина до 50—60 м — 16.9%	Воронка и Горло — 1.5%
Глубина более 100 м — 4.5%	Бассейн и заливы — 25.8%

Таким образом, популяция Бассейна и заливов Белого моря отличается относительно бо́льшим числом участвующих в размножении самок; за ней идет баренцевоморская прибрежная популяция, а на последнем месте стоит популяция открытого моря.

Сборы в Воронке и Горле производились не позднее октября, поэтому весьма возможно, что здесь количество размножающихся самок значительно выше того, что мы получили в нашем материале.

За одно траление в местообитаниях рака-отшельника добывалось в среднем особей (в скобках максимальное количество):

Баренцево море	Белое море
Глубина до 50—60 м — 12 (138)	Воронка и Горло — 66 (223)
Глубина более 100 м — 22 (131)	Бассейн и заливы — 19 (71)

Как видно, поселения наибольшей плотности образуются в Воронке и Горле Белого моря, затем идут открытые участки Баренцева моря, Бассейн и заливы Белого моря и на последнем месте — прибрежная зона Восточного Мурмана.

Отрывочные сведения о распределении и биологии *P. pubescens* содержатся в ряде работ (Дерюгин, 1915; Nordgaard, 1912; Stephensen, 1913, 1935; Dons, 1915; Schellenberg, 1928). В Кольском заливе рак-отшельник живет на глубине 2—180 саженей, у берегов северной Норвегии — 2—400 м, а у берегов Гренландии — 6—650 м при температуре воды от —1.5 до + 1.5° и при солености 30.9—34.3‰.

Икроносные самки у берегов северной Норвегии встречаются с октября до апреля, с июня до сентября они совершенно отсутствуют. В Северном море период вынашивания икры с ноября по май, а у берегов Ирландии самки с икрой найдены только в феврале (?). Самки при длине карапакса от 8 до 11 мм вынашивают от 500 до 1900 яиц (?).

Собранный нами материал позволяет с достаточной объективностью определить как скорость роста, так и продолжительность жизни. Однако во избежание повторений рассмотрим сначала вопросы, связанные с процессом размножения.

У самок прибрежной популяции Баренцева моря в августе в массивной черной гонаде, занимающей бо́льшую часть брюшного отдела, находятся зрелые овоциты. Овоциты черные, совершенно непрозрачные, более или менее правильно шарообразные, диаметром до 0.9 мм. В середине октября при температуре воды 5—8° уже появляются самки с яйцами на пле-

оподах, а в первых числах ноября при температуре около 4° все взрослые самки популяции заканчивают откладку яиц. Весь процесс развития отложенных яиц заканчивается выходом в планктон личинок в первых числах мая. Появление молоди начинается в конце июля и заканчивается в августе.

Популяция открытого моря размножается в те же сроки, возможно лишь, что откладка яиц начинается и заканчивается только в декабре (при температуре воды 4—5°), так как до этого месяца икроносных самок мы не находили. В Воронке Белого моря сроки размножения тоже не меняются и повторяют собой то, что мы видели в районе губы Дальне-Зеленецкой.

В Горле, в северной части Онежского залива и в примыкающем к нему участке Бассейна Белого моря размножение начинается раньше: уже в середине сентября при температуре воды 6.4—7.7° и при солености 26.5—27.2$^0/_{00}$ мы находили множество самок, закончивших откладку яиц; в Кандалакшском заливе икроносные самки не были пойманы до середины октября.

Статистическая обработка материалов различных популяций рака-отшельника (см. Приложение) показала, что наиболее крупные и наиболее плодовитые самки населяют открытые части Баренцева моря, затем идут самки из Бассейна и заливов Белого моря, а на последнем месте — самки прибрежной баренцевоморской популяции. Материал из Воронки и Горла Белого моря крайне ограничен, поэтому сказать что-либо определенное о размерах тела и плодовитости самок этой популяции пока не представляется возможным.

При изучении размеров тела и плодовитости размножающихся самок среди них легко обнаруживаются 2—3 резко обособленные группы (рис. 29). Первая группа — это самки на 1-м году жизни, вторая — на 2-м и третья — на 3-м. Известный интерес представляет собой сравнение размеров тела и плодовитости одновозрастных самок различных популяций (Приложение).

Небольшое число размножающихся самок на 3-м году жизни обнаружено нами только в баренцевоморских популяциях; в наших сборах по Белому морю их не оказалось. В прибрежной популяции Баренцева моря размножающиеся самки на 3-м году жизни (добыто всего 6 самок) имели длину карапакса от 19 до 27 мм (в среднем 22.8 мм), а плодовитость — от 6050 до 8780, в среднем 7853. В популяции открытого моря длина карапакса размножающихся самок в этом возрасте колебалась от 18.6 до 24.0 мм, составляя в среднем 22.2 мм (всего было добыто 10 самок). Плодовитость этих самок была от 6601 до 9200, в среднем 7940.

Прежде чем сделать вывод о характере изменчивости биологических свойств особей различных популяций, мы должны иметь в виду, что увеличение веса тела рака-отшельника идет, конечно, вместе с увеличением длины карапакса, но значительно быстрее по сравнению со всеми другими десятиногими раками. Это хорошо видно из следующих данных, основанных на непосредственном взвешивании живых особей:

Длина карапакса (мм)	5	10	15	20	22.5
Средний вес тела (мг)	50	940	3565	8000	14675

Более крупные особи при длине карапакса 29 мм могут иметь вес 30 г и более. Из приведенных выше цифр видно, что увеличение длины карапакса в 4.5 раза сопровождается увеличением веса в 297.5 раза. Поэтому применительно к данному виду размер тела особенно необходимо выразить в весовых единицах, так как естественно, что вычисленные нами статистические величины, выраженные в линейных единицах, недостаточно правильно могут отражать существующие в природе закономерности.

Результаты статистической обработки материалов по размножающимся самкам, где в качестве размера тела взята не длина карапакса, а вес тела, даны в Приложении (стр. 237).

Пользуясь всеми произведенными вычислениями, можно следующим образом охарактеризовать биологические свойства выделенных нами трех популяций рака-отшельника.

1. В Баренцевом море более крупными средними размерами размножающихся самок отличается популяция открытого моря, что обусловлено малым количеством участвующих в размножении мелких самок на 1-м году жизни.

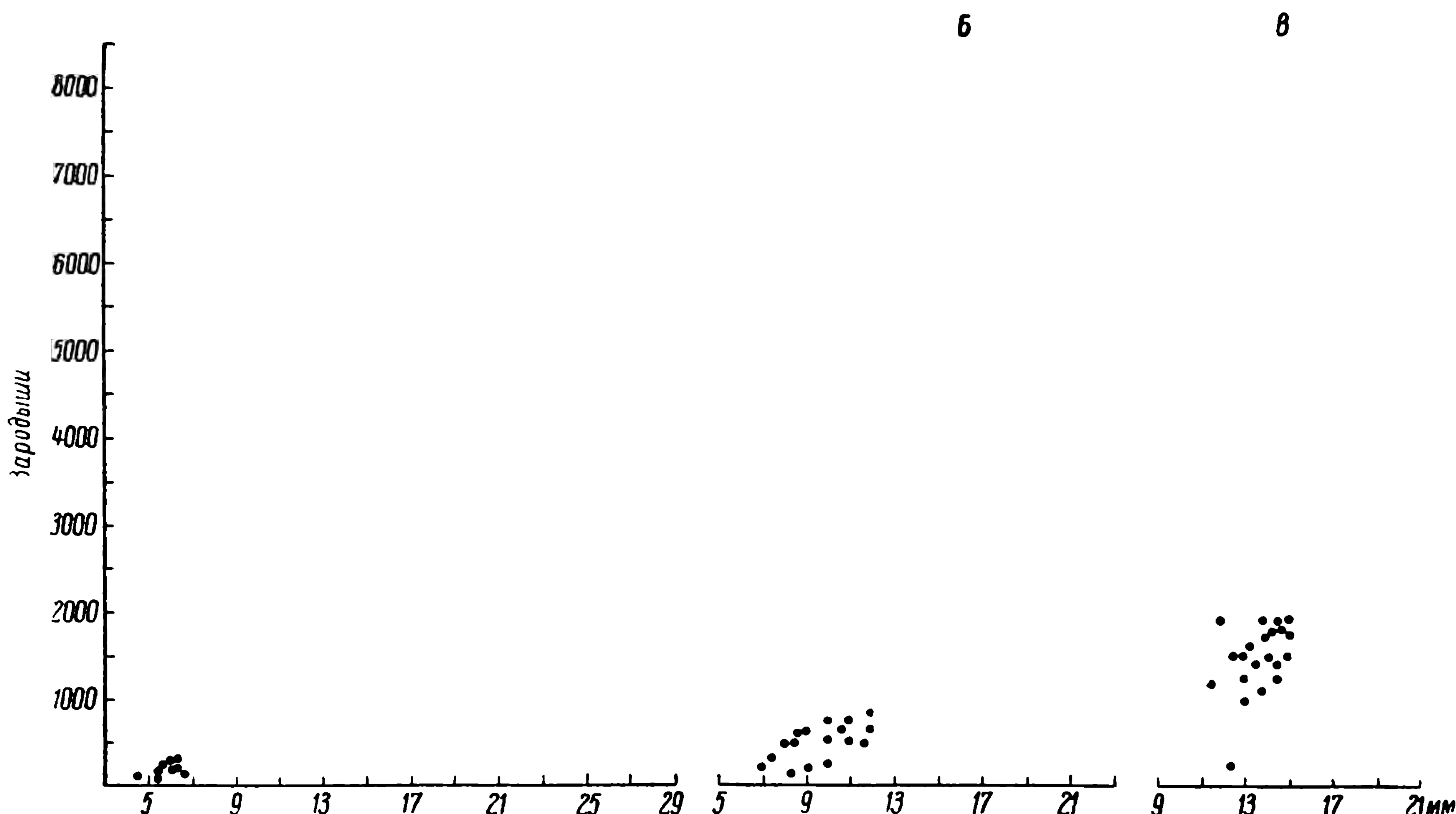


Рис. 29. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Pagurus pubescens*, обитающих в Баренцевом и Белом морях.

А — открытая (южная) часть Баренцева моря; Б — губы и заливы Восточного Мурмана до глубины 60 м; В — северная часть Онежского залива Белого моря (*на оси ординат* — длина карапакса).

2. Размножающиеся самки беломорской популяции по размерам тела занимают промежуточное положение между двумя баренцевоморскими популяциями.

3. В Баренцевом море средняя плодовитость самок более высокая в популяции открытого моря, а плодовитость беломорских самок занимает промежуточное положение между ними и особями прибрежной популяции.

4. На 1-м году жизни наиболее крупными оказываются беломорские самки, затем идут самки популяции открытых частей Баренцева моря, а на последнем месте стоят самки прибрежной популяции Восточного Мурмана. Самки, размножающиеся на 1-м году жизни, в Белом море составляют 74% от общего их числа в популяции, в прибрежных водах Восточного Мурмана — до 66%, а в открытых частях Баренцева моря — 61%.

5. На 1-м году жизни наиболее плодовитыми оказываются беломорские самки и наименее плодовитыми — самки прибрежной баренцевоморской популяции.

6. На 2-м году жизни наиболее крупными оказываются уже самки популяции открытых частей Баренцева моря, а самыми мелкими — самки прибрежной популяции. В таком же порядке изменяется и плодовитость.

7. На 3-м году жизни размер тела самок обеих популяций Баренцева моря становится примерно одинаковым, а плодовитость — несколько

бóльшая у самок популяции открытого моря. В Белом море размножающихся самок на 3-м году жизни не найдено.

Выше мы предположили, что во всех популяциях группа самых мелких самок имеет возраст менее 1 года. Посмотрим, в какой мере это предположение подтверждается фактическим материалом. Раки-отшельники появляются на литорали губы Дальне-Зеленецкой в конце марта или начале апреля, причем прежде всего приходит молодь прошлого года рождения, т. е. имеющая возраст около 7—8 месяцев.

Размерный состав популяции этой молоди таков:

Длина карапакса (мм)	4 — 6	— 8	— 10	— 12
Число особей	335	519	106	40

Уже среди этой молоди в 1949—1951 гг. встречалось около 4% икроносных самок с длиной карапакса от 4.6 до 6.2 мм. Следовательно, некоторое число самок достигает половозрелости и размножается в течение 1-го лета их жизни, т. е. в возрасте около 3 месяцев. Эти мелкие самки и составляют 1-ю размерную группу, показанную на наших графиках. Соответственно этому 2-я размерная группа составлена самками на 2-м году жизни и 3-я — на 3-м (рис. 29).

К середине лета на литорали и в самом верхнем отделе сублиторали скопляется множество раков-отшельников, среди которых появляются и старшие возрастные группы. Размерный состав этой летней популяции может подтвердить, что возраст самых крупных особей не превышает 3 лет (табл. 7).

Таблица 7

Размерный состав популяций *Pagurus pubescens*

Длина карапакса (мм)	Количество особей	
	лето	сентябрь
28—30	—	15
26—28	—	38
24—26	17	0
22—24	25	0
20—22	25	12
18—20	41	117
16—18	74	27
14—16	91	114
12—14	50	304
10—12	122	240
8—10	215	57
6—8	241	57
4—6	99	19

Самая многочисленная группа особей занимает размерные группы до 12—14 мм и имеет к этому времени возраст около 1 года. Особи в возрасте около 2 лет занимают размерные группы от 12—14 до 16—18 мм. Самые крупные особи от 18—20 до 24—26 мм, видимо, имеют возраст около 3 лет; возможно, что в последней группе присутствует небольшое количество четырехлеток.

В популяциях, собранных в сентябре в северной части Онежского залива Белого моря, легко обнаруживаются 3 размерные группы особей (табл. 7).

1-я группа имеет размеры в сентябре от 5—6 до 14—16 мм; 2-я — от 14—16 до 21.5 мм и 3-я — от 27.5 до 30.0 мм.

Прежде чем говорить о возрасте этих размерных групп, заметим, что в течение 1949 и 1950 гг. со второй половины июня и до октября личинки этого вида в планктоне Белого моря не были обнаружены ни разу. Следовательно, оседание их и превращение в молодых раков заканчивались до середины июня. Поэтому имеются основания считать 1-ю размерную группу за молодь текущего года рождения, т. е. имеющей возраст около 4 месяцев. Мы уже знаем, что основная масса размножающихся самок падает на размерные группы от 10 до 15 мм, следовательно, здесь, как и в Баренцевом море, половозрелость наступает в конце 1-го лета жизни особей. Но в Баренцевом море в 1949—1951 гг. в этом возрасте достигало половозре-

лости около 4% особей, а здесь это носит массовый характер. Ускорению полового созревания молоди, как это было уже показано (Кузнецов, 1953), в значительной мере способствует снижение амплитуды температурных колебаний в течение лета: в результате этого у рака-отшельника на 1-м году жизни достигает половой зрелости и размножается около 60% особей, среди которых не менее 26% самок. Интересно, что в такие годы и плодовитость впервые размножающихся самок увеличивается. Если в обычные годы каждая самка на 1-м году жизни вынашивала от 85 до 580 зародышей, в среднем 286, то в условиях сглаживания температурных колебаний — от 62 до 1498, в среднем 309.

Приведенный материал показал, что продолжительность жизни и достигаемые к концу ее размеры тела у особей Баренцева и Белого морей примерно одинаковы. Однако как различно протекает жизненный цикл представителей этого вида в двух смежных морях! В Баренцевом море рост в течение всей жизни идет более или менее равномерно; на 1-м году жизни размножается не более 26% самок; в последующие годы самки дают еще две генерации, т. е. все размножаются до 3 раз в жизни. В Белом море на 1-м году жизни особи становятся по весу в 2—2.5 раза крупнее баренцевоморских в этом же возрасте, на 2-м году рост замедляется, и баренцевоморские уже становятся несколько крупнее. Такое же отставание беломорских по размерам тела сохраняется у них и на 3-м году жизни. В Белом море на 1-м году жизни в размножение вступает до 74% самок, т. е. в 3 раза больше, чем в Баренцевом море. Эти самки имеют в 2.5—4 раза более высокую плодовитость, чем самки соответствующей возрастной группы в Баренцевом море. На 2-м году жизни плодовитость беломорских самок становится практически равной тому, что наблюдается у баренцевоморских, а на 3-м году беломорские самки, очевидно, не размножаются вовсе, тогда как баренцевоморские размножаются и составляют еще значительную долю в общей плодовитости популяции.

Эти факты настолько интересны, что заслуживают более детального анализа. В прибрежной популяции Баренцева моря средняя длина карапакса размножающихся самок на 1-м году жизни составляет 6.1 мм, а на втором — 17.7 мм, т. е. прирост здесь равен 190.2%. В Белом море за это же время длина карапакса увеличивается с 12.9 до 18.5 мм, т. е. прирост составляет всего лишь 43.4%. Еще более резкие различия обнаруживаются при сравнении весовых приростов: в Баренцевом море средний вес размножающейся самки в рассматриваемой популяции равен 0.12 г на 1-м году, 5.78 г — на 2-м году, т. е. прирост составляет 4717%. В Белом море вес тела за это же время увеличивается с 2.46 до 6.55 г, что дает прирост только в 166%. Иными словами, в 20 раз меньший вес тела на 1-м году жизни в Баренцевом море обеспечивает почти в 1.5 раза больший абсолютный прирост живого вещества по сравнению с особями из Белого моря.

Интенсивность роста беломорских особей в этом случае в 29 раз меньше, чем у баренцевоморских. Так обстоит дело на 2-м и примерно так же на 3-м году жизни. Между тем на 1-м году жизни, как это нетрудно догадаться, дело обстоит совсем иначе, если учесть, что в Баренцевом море самки имеют средний вес 0.12 г, а в Белом — 2.46 г в одном и том же возрасте. Если принять вес одной особи сразу же после превращения из личинки равным 1 мг (в действительности меньше), то это значит, что в Баренцевом море прирост за лето составляет около 119%, а в Белом — 2459%, т. е. интенсивность роста беломорских особей на 1-м году жизни в 20 раз более высокая, чем баренцевоморских.

Укажем, что на 1-м году жизни *P. pubescens* в Белом море обладает теми же биологическими особенностями, которые были уже указаны нами для других видов десятиногих раков, а в последующие годы ведет себя

так же, как и представители другого вида с еще более длительным жизненным циклом — *Hyas araneus*, о котором мы будем говорить позднее.

Совершенно очевидно, что в основе рассмотренных биологических особенностей беломорских особей лежат такие причины, которые следует искать в окружающей внешней среде. В свое время нами уже высказывалось мнение о характере этих причин (Кузнецов, 1951, 1953): более высокая интенсивность жизнедеятельности в Белом море видов с коротким жизненным циклом и в первые годы жизни у рано достигающих половой зрелости видов с длительным жизненным циклом обусловлена резким различием в условиях жизни летом и зимой. Условия жизни летом стимулируют рост и размножение, а зимние условия угнетают, причем для каждого вида животного это угнетение с каждым годом усиливается все больше и больше. Чем скорее завершается жизненный цикл, чем меньшее число раз особи подвергаются воздействию угнетающих зимних условий, тем интенсивнее при прочих равных условиях их рост и тем выше их плодовитость.

Как уже было показано, в целом для каждой популяции характерна четкая прямая корреляция между размером тела и плодовитостью. Тем не менее не совсем еще ясным кажется вопрос о том, в какой мере и как изменяется плодовитость самок одного и того же размера в различных популяциях (табл. 8).

Таблица 8

Сравнение индивидуальной плодовитости *Pagurus pubescens* различных популяций

Средняя длина карапакса (мм)	Баренцево море		Бассейн и заливы Белого моря
	прибрежная часть	открытая часть	
23	8067	6090	—
21	6200	6111	—
19	4367	4209	3533
17	2857	3850	2875
15	2449	2900	1582
13	?	1533	1267
11	1400	600	1200
9	400	400	—
7	317	200	—
5	200	—	—

При одних и тех же размерах тела плодовитость крупных беломорских самок всегда меньше плодовитости баренцевоморских. Лишь самые мелкие из беломорских самок в 2 раза более плодовиты, чем соответствующие им по размерам самки из открытых частей Баренцева моря, но и они менее плодовиты по сравнению с самками прибрежной баренцевоморской популяции. Следовательно, условия жизни в Белом море в большей мере способствуют росту, чем увеличению плодовитости. Если по конечным размерам тела угнетение беломорских особей практически не обнаруживается, то в отношении размножения оно достаточно очевидно.

В Баренцевом море прибрежная популяция в течение зимы содержит в своем составе 214 размножающихся самок, а популяция открытого моря — только 107. В Бассейне и заливах Белого моря число размножающихся самок возрастает до 420. Учитывая среднюю плодовитость самок этих популяций, определяем, что каждая 1000 особей соответственно дает 336 800, 357 500 и 788 800 личинок в год. Как видно, снижение индиви-

дуальной плодовитости в прибрежной и беломорской популяциях с избытком компенсируется повышенным числом размножающихся самок.

Об особенностях цикла размножения и размерах плодовитости особей горловской популяции из-за недостатка материала мы говорить не будем, остановимся лишь на анализе ее размерного состава (табл. 9). Самые крупные особи здесь мельче, чем во всех других популяциях, хотя продолжительность жизни, очевидно, большая. Горловская популяция составлена не менее чем из 4—5 возрастных групп: молодь текущего года рождения с длиной карапакса до 6—7 мм; особи на 2-м году жизни с длиной карапакса от 6 до 12 мм; особи на 3-м году жизни с длиной карапакса от 11 до 16 мм; особи на 4-м году жизни с длиной карапакса от 15 до 19 мм и более крупные особи, возможно, уже на 5-м году жизни. Следовательно, наш небольшой материал дает основание предполагать, что особи этой популяции отличаются от. других не только крайне замедленным ростом, но и самой высокой продолжительностью жизни.

Таблица 9

Размерный состав популяции *Pagurus pubescens* в северной части Горла Белого моря, глубина 50—60 м, июнь

Длина карапакса (мм)	Особи с внешними признаками самцов	Особи с внешними признаками самок	Особи без определенных половых признаков
19—20	—	12	—
18—19	9	—	—
17—18	—	22	—
16—17	13	18	—
15—16	4	14	—
14—15	31	36	—
13—14	31	27	9
12—13	41	49	—
11—12	49	41	33
9—10	57	49	18
8—9	31	31	46
7—8	—	18	39
6—7	4	22	31
5—6	—	27	49
4—5	—	9	36
3—4	—	—	4
Всего	306	429	265

Наш материал позволяет определить пока следующие биологические особенности рака-отшельника, обитающего в Баренцевом и Белом морях.

1. В южной части Баренцева моря имеется 2 популяции рака-отшельника: прибрежная, населяющая литораль и опускающаяся на глубину до 60 м, и популяция открытого моря, населяющая более или менее удаленные от берега участки с глубинами более 60 м.

В Белом море нами пока намечено также 2 популяции этого вида: популяция Бассейна и заливов, населяющая глубины от 12 до 60 м, и популяция северной части Горла и Воронки.

2. Половая зрелость во всех популяциях может наступать на 1-м году жизни в возрасте нескольких месяцев. В Баренцевом море самки, размножающиеся на 1-м году жизни, составляют в разные годы от 4 до 26% от общего числа особей данного поколения, а в Бассейне и заливах Белого

моря, по-видимому, не менее половины. От общего числа самок поколения на 1-м году жизни достигает половой зрелости в Баренцевом море 61—66%, а в Бассейне и заливах — 74%.

3. Продолжительность жизни особей обеих баренцевоморских популяций и популяции из Бассейна и заливов Белого моря составляет около 3 лет. В Горле и Воронке Белого моря особи живут по 4—5 лет.

4. Откладывание яиц в прибрежной популяции Баренцева моря происходит в октябре—ноябре при температуре воды 4—8°; в популяции открытого моря, видимо, в декабре при температуре воды 4—5°. В Бассейне и заливах Белого моря икрометание замечено в сентябре при температуре воды 6.4—7.7°. Выход в планктон личинок повсеместно происходит в начале мая.

5. Икряные самки прибрежной популяции Баренцева моря на 1-м году жизни имеют длину карапакса от 3.9 до 10.5 мм (в среднем 6.1 мм), на 2-м — от 11.4 до 21.5 мм (в среднем 17.7 мм), на 3-м — от 19 до 27 мм. Средняя плодовитость этих самок соответственно 286, 3090 и 7853 зародыша.

Икряные самки популяции открытого моря на 1-м году жизни имеют длину карапакса от 7.0 до 14.6 мм (в среднем 9.3 мм), на 2-м — от 15.2 до 23.5 мм (в среднем 19.2 мм), на 3-м — от 18 до 24 мм. Средняя плодовитость этих самок соответственно 547, 4246 и 7940 зародышей.

Икряные самки из Бассейна и заливов Белого моря на 1-м году жизни имеют длину карапакса от 10.1 до 16.5 мм (в среднем 12.9 мм), на 2-м — от 16.4 до 20.5 мм (в среднем 18.5 мм). Плодовитость этих самок соответственно 1310 и 3471 зародыш. Икряных самок на 3-м году жизни здесь не найдено.

6. Условия жизни в Бассейне и заливах Белого моря в большей мере благоприятствуют росту особей, чем размножению: относительная плодовитость беломорских особей ниже, чем у баренцевоморских. Кроме этого, баренцевоморские особи размножаются в течение всех трех лет жизни, а беломорские — только двух.

7. Особенно интенсивно идет рост беломорских особей в течение 1-го лета жизни: в этом возрасте они дают относительный прирост в 20 раз более высокий, чем у баренцевоморских. На 2-м году жизни относительный прирост веса беломорских особей становится уже в 29 раз меньшим, чем у баренцевоморских.

Lithodes maya (Linnaeus)

L. maya довольно широко распространен в открытой части Баренцева моря на глубинах не менее 70—100 м. За весь период работ ни разу не был добыт при помощи тралов и драг, весь наш материал собран с рыболовных ярусов и сетей. Судя по частоте попадания на ярусные крючки и в сети, можно предположить, что этот вид является одним из самых обычных и довольно многочисленных представителей фауны открытого моря.

В районе губы Дальне-Зеленецкой добывались только взрослые самцы и самки с длиной карапакса до 130 мм (вместе с рострумом, без рострума длина карапакса не превышала 99 мм). Молодь с карапаксом 20—25 мм в значительном количестве обнаружена лишь на глубине 100—150 м в районе мыс Нордкап—Лофотенские острова. Весьма возможно, что в нашем районе, несмотря на нормальное размножение самок, молодь не образуется вовсе, а вся популяция представлена иммигрантами с запада. Самые мелкие особи, встреченные нами в районе губы Дальне-Зеленецкой, имели длину карапакса не менее 90 мм (за много лет работы на глубине 180 м был добыт один молодой экземпляр с карапаксом длиной 18 мм).

По характеру питания *L. maya* — падальщик, этим и объясняется его попадание в сети и на ярусные крючки.

Размножающиеся самки имеют длину карапакса от 89.9 до 108.6 мм (вес от 220 до 315 г) и вынашивают от 1211 до 5098 зародышей. Икроносные самки добывались в течение зимы, в апреле в гонадах у них уже находились заканчивающие созревание овоциты диаметром до 2 мм. В марте и апреле зародыши находились или на стадии дробления, или уже имели хорошо пигментированные глаза. Более поздние стадии развития зародышей не встречались.

В Белом море этот вид не найден, не был обнаружен он там и прежними исследователями (Дерюгин, 1928).

Hyas araneus (Linnaeus) var. **hoeki** Birula

Типичная форма *H. araneus* в Норвежском море является настоящим прибрежным обитателем (Appeleöf, 1906). К востоку от п-ова Рыбачий *H. araneus* продолжает тяготеть к берегам, но приобретает здесь некоторые новые морфологические признаки, которые позволили Бируле (1897) выделить всех особей этой восточной популяции в самостоятельный вариетет.

H. araneus hoeki вдоль берегов Восточного Мурмана образует массовые поселения от границы отлива до глубины 10 м. Лишь единичные особи встречаются здесь на больших глубинах в открытом море. В Воронке и в северной части Горла Белого моря еще сохраняется такой же порядок его распределения, но размножающиеся самки и взрослые самцы уже опускаются несколько ниже и обычно не встречаются на глубинах менее 6 м; молодь же летом продолжает в массовом количестве поселяться под водорослями и под камнями у границы отлива.

В Бассейне Белого моря, в Кандалакшском заливе и тем более в Двинском этот вид больших скоплений не образует и поселяется только в сублиторали до глубины не более 50 м. В Онежском заливе в массовом количестве встречается в районе островов Соловецкого, Б. Жужмуйского, Кузовов, Кондострова, Мягострова и др., доходя до самой южной части залива (о. Шоглы). Здесь большое количество особей почти всегда можно встретить на глубине 8—12 м, а иногда и до 35 м. В некоторых участках Онежского залива значительное количество молоди приходит к линии отлива и даже поднимается на литораль (острова Соловецкий, Б. Жужмуйский, Русский Кузов и др.).

На всех перечисленных участках Баренцева и Белого морей *H. araneus hoeki* поселяется в самой прибрежной полосе, а молодь его обычно связана с литоральной зоной. Лишь единичные особи, как уже сказано, могут быть встречены здесь на некотором удалении от берегов в открытом море. Совершенно особое положение в этом отношении занимают район Канинско-Колгуевского мелководья и прилегающая к нему юго-восточная часть Баренцева моря. Здесь, к северу и северо-востоку от мыса Канин Нос и до самого побережья Новой Земли, расположены массовые поселения краба, занимающие глубины до 250 м. Каждое траление в этом районе приносит до 100 и более особей. Интересно, что только здесь этот вид служит одним из важнейших пищевых объектов трески. К сожалению, нашими работами охвачены лишь глубины не менее 60 м, расположенные не ближе 50 миль от берега, поэтому мы не можем пока сказать о характере распределения *H. araneus hoeki* в прибрежной зоне юго-западной части Баренцева моря и западного берега Новой Земли, где он поднимается до 74° с. ш. (рис. 30). По данным прежних фаунистических исследований (Ушаков, 1927; Гурьянова, Ушаков, 1928; Ушаков, 1931), у западного побережья южного острова Новой Земли взрослые и молодь *H. araneus hoeki* поселяются преиму-

щественно в зарослях ламинарий и других водорослей на глубинах от 2 до 23 м, лишь иногда опускаются до глубины 40—50 м. В западной и средней частях Маточкина Шара этот вид обитает обычно на глубине от 15 до 30—35 м, но нередко поднимается и выше. Этот материал может свидетельствовать о том, что в восточной части Баренцева моря имеются 2 популяции крабов: прибрежная и глубоководная.

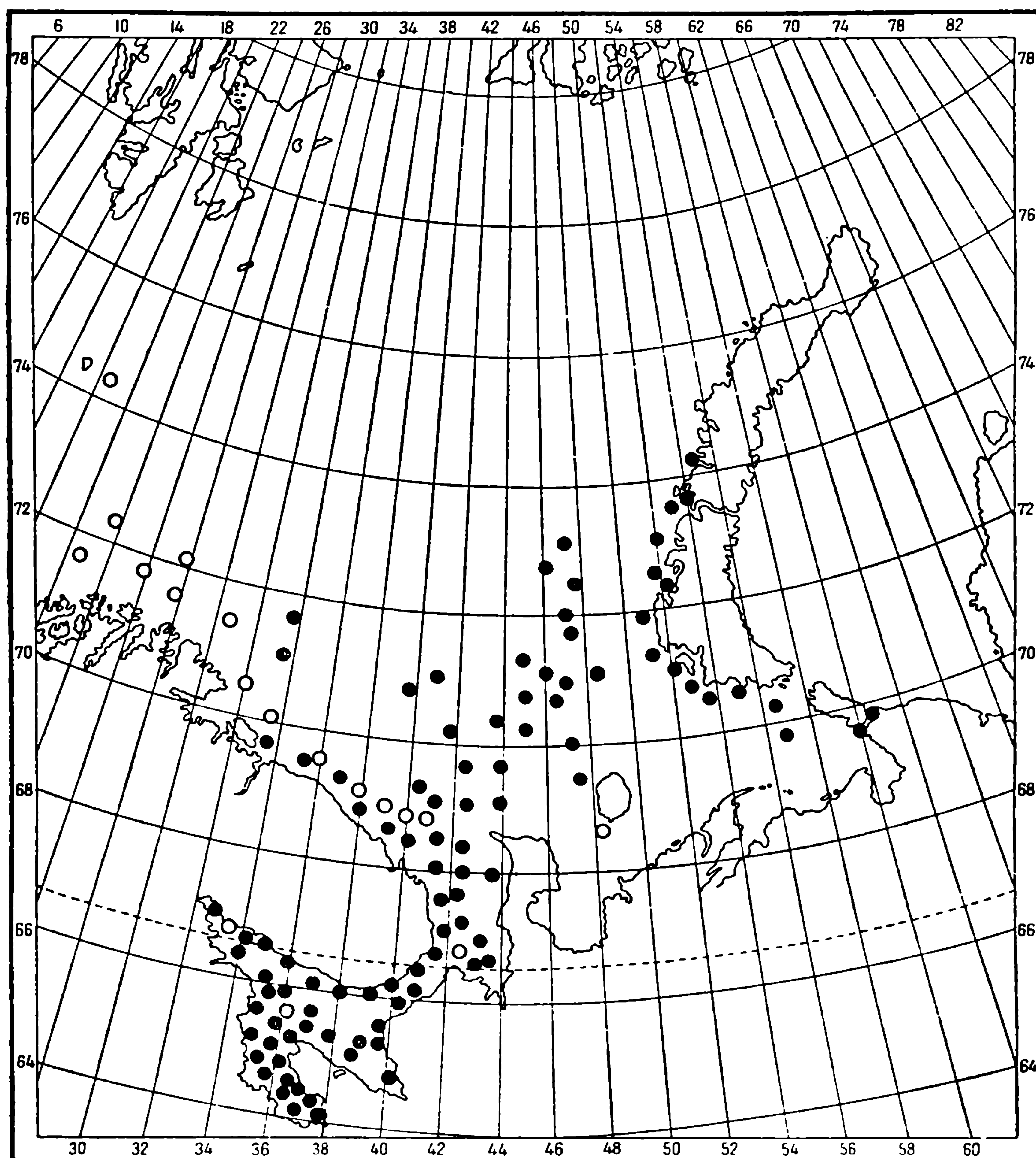


Рис. 30. Распространение *Hyas araneus* hoeki (*темные кружки*) и *H. coarctatus* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

Прибрежная популяция краба в Баренцевом море живет при температуре воды от —1 до +13° (с учетом миграций). Размножающиеся самки избегают отрицательных температур и обычно не встречаются при температуре ниже 1—1.5°. Особи этой популяции летом выдерживают снижение солености до 30‰, зимой же обитают при солености не ниже 33‰.

Популяция открытых частей восточной половины Баренцева моря живет при температуре 5—4° и при солености около 34‰.

Популяция, тяготеющая к берегам в районе Воронки Белого моря, встречается с температурами от —1.5 до +10° и с соленостью не ниже 30—31‰.

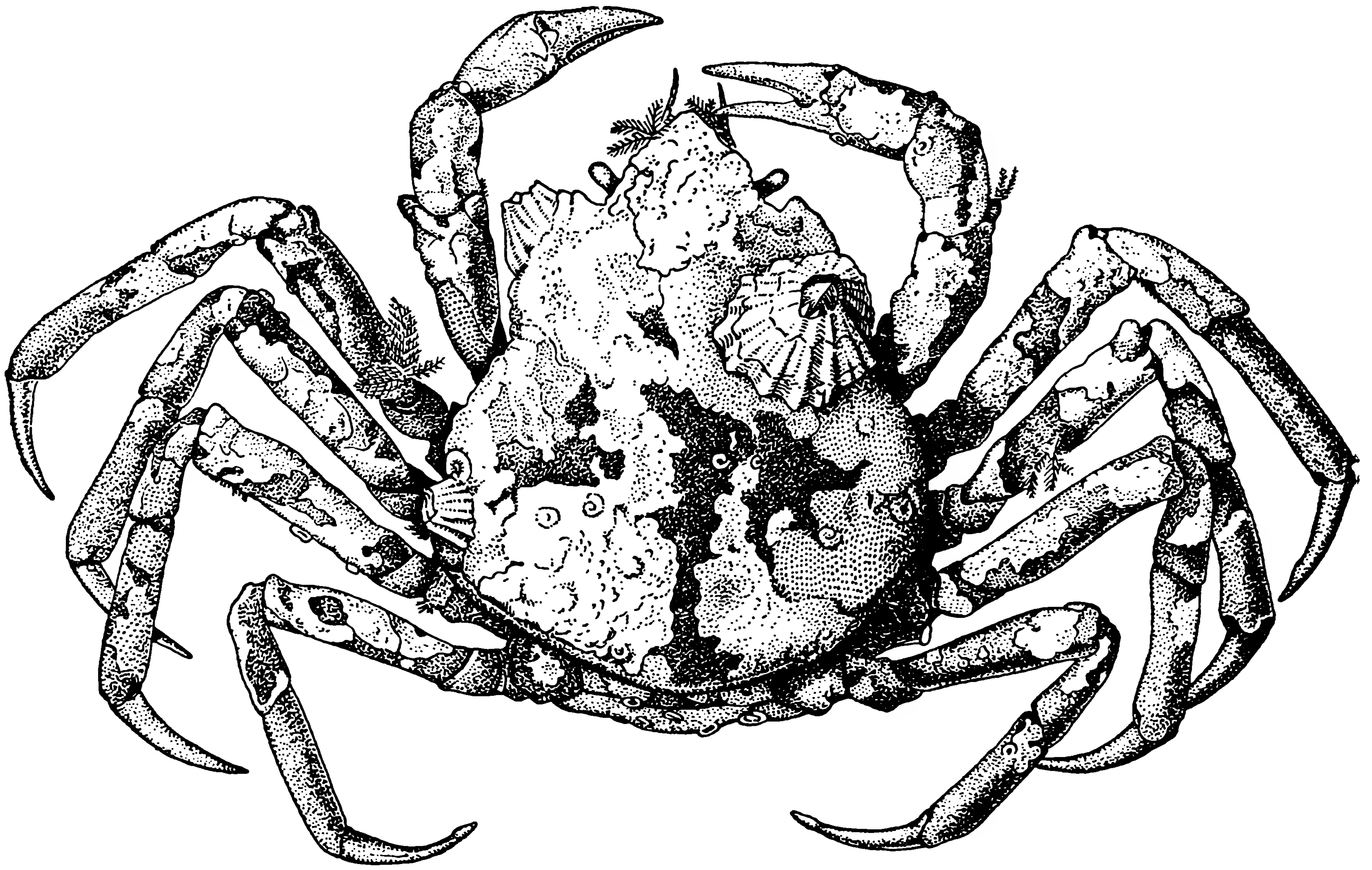


Рис. 31. Самка *Hyas araneus hoeki* из прибрежной популяции Восточного Мурмана. Карапакс и конечности густо покрыты различными организмами.

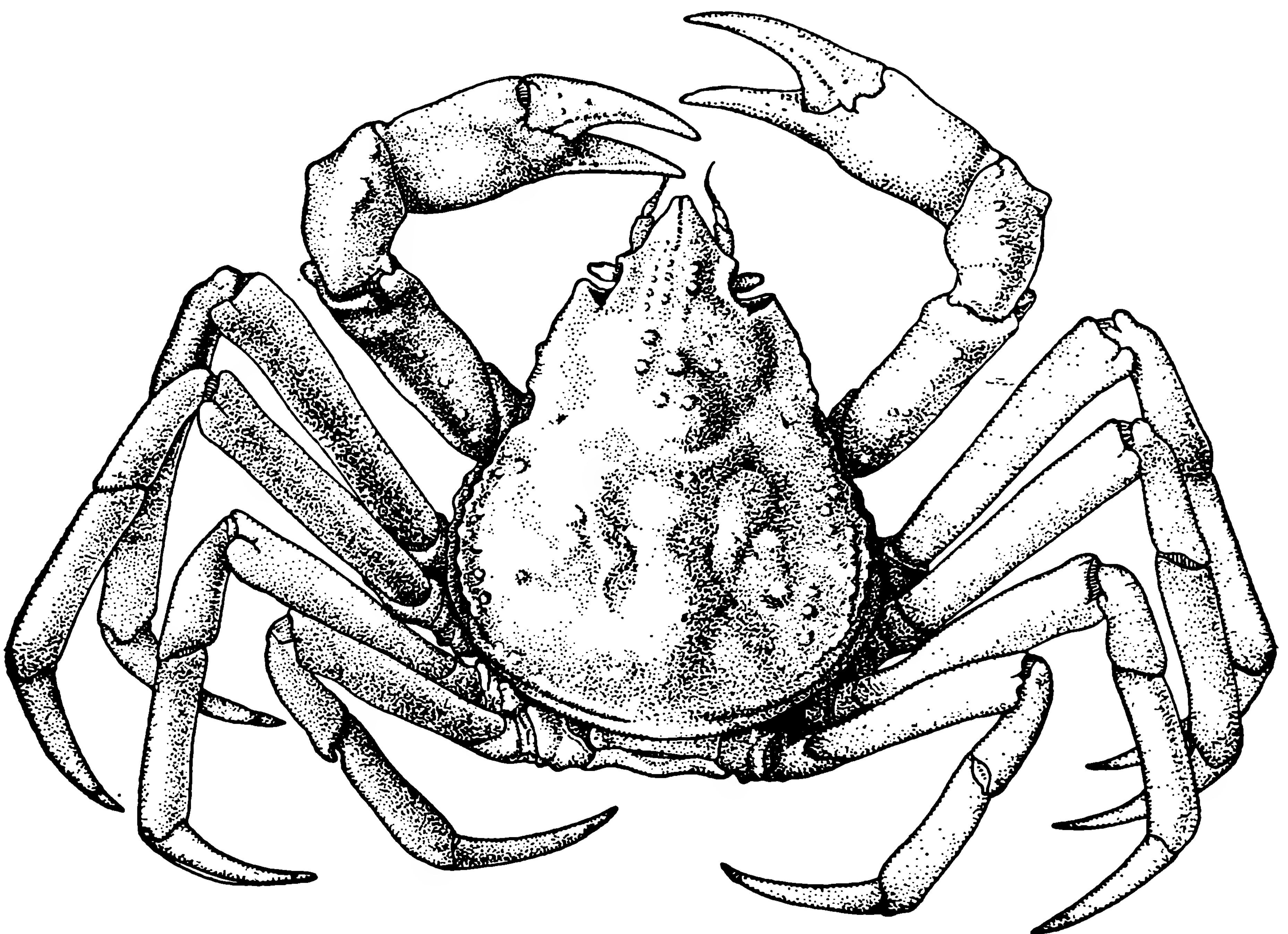


Рис. 32. Самец *Hyas araneus hoeki* из прибрежной популяции Восточного Мурмана. Карапакс и конечности свободны от обрастаний.

Беломорская популяция живет при колебаниях температуры от —1.4 до +18°, причем размножающиеся самки избегают температур выше 12—13°. Соленость здесь колеблется в общем от 25 до 30‰. Весной на короткий период соленость может падать до 16—18‰.

Всего за время исследований в нашем распоряжении было 2102 особи из Баренцева моря и 763 особи из Белого моря. Добытые размножающиеся самки распределялись следующим образом: прибрежные воды Восточного Мурмана — 157, район Канинской и Гусиной банок — 42, прибрежные воды Воронки Белого моря — 36, Онежский залив Белого моря — 70 и Кандалакшский залив Белого моря — 9.

На Восточном Мурмане карапакс и конечности крабов часто служат субстратом для поселения различных животных и водорослей, причем обрастанию подвержены преимущественно самки (рис. 31—32).

Приводим данные о частоте встречаемости (в %) некоторых видов животных и растений, живущих на карапаксе и конечностях *H. araneus hoeki*:

	У самок	У самцов
Spirorbis spirillum	84	88
S. violaceus	64	20
S. granulatus	40	4
S. vitreus	16	0
Pomatocerus triqueter	40	0
Tegella arctica	30	0
Balanus sp. sp.	20	8
Verruca strömia	12	4
Anomia squamula	20	0
Lithotamnion	52	24
Ptilota plumosa	20	0

Умея определять возраст этих обрастаний, мы получаем возможность судить о частоте линьки крабов. Если на карапаксе краба, пойманного летом, имеются одни лишь сезонные нитчатые водоросли или обрастания отсутствуют вовсе, то с полным основанием можно считать, что линька произошла текущим летом. И, наоборот, если карапакс сплошь покрыт литотамнием или на нем имеются животные в возрасте от 3+ до 6+, то совершенно ясно, что линька этого краба была не позднее, чем 4—7 лет назад. Эти соображения мы положили в основу при составлении табл. 10.

Как видно из таблицы, на литорали поселяются почти исключительно полинявшие, сравнительно мелкие особи, среди которых совсем нет икроносных самок. У границы отлива, среди зарослей ламинарий, поселения наиболее многочисленны; здесь встречаются крабы от самых маленьких до крупных половозрелых. Однако среди всей этой массы крабов, полинявших в текущем году, имеется лишь около 65%, а остальные линяли не позднее прошлого года. Интересная особенность бросается в глаза: особи, линявшие в текущем году, наиболее мелкие, а у наиболее крупных линьки в этом году не было. Еще более резко это выражено на глубине 3—8 м (VIII 1950), где особей, линявших в текущем году, не было вовсе, а вся популяция была представлена только взрослыми самцами и самками:

Длина карапакса (мм)	.50 —	60 —	70 —	80 —	90 —	100 —	100 — 120	Всего
Самцы	45	120	75	130	45	60	15	490
Самки	49	14	$\frac{217}{210}$	$\frac{200}{195}$	$\frac{30}{30}$	0	0	$\frac{510}{435}$

Примечание. В знаменателе — размножающиеся самки.

К вопросу о сроках и частоте линьки мы еще вернемся, сейчас же заметим, что поселение молодых крабов в более высоких горизонтах — явле-

Таблица 10

Биологический анализ популяции в 1000 особей *Hyas araneus hoeki*, обитающих в губе Дальне-Зеленецкой, 25 VIII 1949

Длина карапакса (мм)	Всего самцов	Из них чистым карапаксом или с обрастаниями текущего года	Из них с обрастаниями прошлого года и старше	Всего самок	Из них с чистым карапаксом или с обрастаниями текущего года	Из них с обрастаниями прошлого года и старше
Литораль						
70—80	—	—	—	40	20	20
60—70	40	0	40	40	40	0
50—60	40	40	0	160	160	0
40—50	100	100	0	120	120	0
30—40	240	240	0	80	80	0
20—30	60	60	0	60	60	0
10—20	20	20	0	—	—	—
Всего	500	460	40	500	480	20
У границы отлива						
100—110	10	0	10	—	—	—
90—100	32	0	32	5	0	5 (5)
80—90	20	0	20	45	0	45 (45)
70—80	31	5	26	147	0	147 (142)
60—70	37	20	17	116	81 (10)	35 (20)
50—60	117	102	15	116	116	0
40—50	77	77	0	25	25	0
30—40	65	65	0	52	52	0
20—30	35	35	0	50	50	0
10—20	10	10	0	5	5	0
10	5	5	0	—	—	—
Всего	439	319	120	561	329 (10)	232 (212)

Примечание. В скобках — число самок с икрой, найденных в популяции.

ние закономерное и сохраняется почти на всем протяжении их ареала (табл. 11).

До сих пор мы говорили лишь о характере летнего распределения крабов, т. е. с июня по сентябрь; в другое время года это распределение выглядит иначе. На литорали и у границы отлива крабы держатся до конца октября, причем первыми уходят более взрослые особи, а молодь уходит последней (табл. 12). В ноябре, декабре, январе и феврале небольшое количество взрослых особей попадается в ловушку с приманкой на рыбу или мясо на глубине 6—8 м. В марте и апреле в непосредственной близости от берегов можно встретить лишь единичных взрослых особей. Молодь в течение всей зимы обитает в зарослях десмарестии или уходит вместе со взрослыми на глубину 25—40 м.

В мае и июне происходит обратное движение крабов: с больших глубин они поднимаются на меньшие.

Массовая линька крабов прибрежной популяции Восточного Мурмана заканчивается в июле, но начинается она еще в июне, когда в популяции встречается уже до 16% полинявших особей. В период массовой линьки иногда удается находить крабов в момент сбрасывания ими старого карапакса, что дает возможность сравнить их размеры до линьки и после линьки (табл. 13). Увеличение длины карапакса после линьки краба колеблется от 3.5 до 13.0 мм, в среднем прирост составляет 9.9 мм. У более молодых особей прирост после линьки может составлять до 18—20 мм.

Таблица 11

Биологический анализ популяций в 1000 особей *Hyas araneus hoeki* в различных местообитаниях Баренцева и Белого морей

Длина карапакса (мм)	Губа Дальне-Зеленецкая		Белое море					
							Онежский залив	
	граница отлива, 16 VIII 1950	глубина 3 м, 3 VIII 1950	граница отлива 18 VIII 1950	глубина 8 м	район Канинской банки, глубина 95—225 м, II 1951	северная часть Горла, литораль, 20 IX 1951	граница отлива, 7 IX 1950	глубина 12 м, 19 IX 1950
110—120	—	♂ 29 + ♀ 0	—	—	—	—	—	—
100—110	—	68 + 0	—	—	—	—	—	—
90—100	—	59 + 47 (38)	—	♂ 10 + ♀ 0	—	—	—	—
80—90	♂ 9 + ♀ 0	159 + 68(158)	—	19 + 0	♂ 64 + ♀ 0	—	—	—
70—80	17 + 9 (9)	87 + 184(165)	—	183 + 19 (19)	32 + 16 (16)	—	—	♂ 16 + ♀ 0
60—70	90 + 62 (12)	93 + 10	—	163 + 203 (163)	209 + 130 (114)	—	—	31 + 0
50—60	121 + 114 (6)	38 + 58	♂ 9 + ♀ 0	115 + 115 (10)	48 + 308 (274)	—	—	140 + 203 (203)
40—50	199 + 53	—	66 + 52	67 + 77 (10)	32 + 81 (64)	—	♂ 25 + ♀ 13	156 + 392 (374)
30—40	71 + 44	—	155 + 103	19 + 10	32 + 16	♂ 0 + ♀ 14	141 + 89	62 + 0
20—30	62 + 105	—	112 + 94	—	0 + 32	111 + 194	230 + 219	—
10—20	27 + 17	—	157 + 172	—	—	320 + 222	192 + 78	—
До 10	—	—	34 + 26	—	—	56 + 83	13 + 0	—
Всего	596 + 404 (27)	533 + 467 (361)	533 + 447	576 + 424 (202)	417 + 583 (468)	487 + 513	601 + 339	405 + 595 (577)

Примечание. В скобках — количество самок с зародышами, найденных в популяции.

Таблица 12

Сезонные изменения размерного состава популяций в 1000 особей *Hyas araneus hoeki*, обитающих у границы отлива в губе Дальне-Зеленецкой

Длина карапакса (мм)	29 V 1949	25 VIII 1949	24 X 1949	19 VII 1950	16 VIII 1958	13 IX 1950	12 X 1950
100—110	—	♂ 10 + ♀ 0	—	—	—	—	—
90—100	♂ 25 + ♀ 0	32 + 5	—	—	—	—	—
80—90	30 + 35	20 + 45	—	♂ 45 + ♀ 0	♂ 9 + ♀ 0	♂ 4 + ♀ 0	—
70—80	20 + 75	31 + 147	—	22 + 15	17 + 9	14 + 18	♂ 8 + ♀ 8
60—70	20 + 45	37 + 116	—	15 + 37	90 + 62	14 + 20	8 + 8
50—60	70 + 60	117 + 116	—	92 + 74	121 + 114	8 + 28	16 + 39
40—50	142 + 120	77 + 25	♂ 50 + ♀ 30	123 + 121	199 + 53	26 + 58	71 + 96
30—40	141 + 102	65 + 52	180 + 270	84 + 112	71 + 44	20 + 67	95 + 152
20—30	40 + 45	35 + 50	235 + 210	52 + 81	62 + 105	490 + 160	205 + 191
10—20	15 + 15	10 + 5	15 + 10	67 + 60	27 + 17	34 + 31	64 + 39
До 10	—	5 + 0	—	—	—	—	—
Всего	503 + 497	439 + 461	480 + 520	500 + 500	596 + 404	610 + 390	467 + 533

Кроме этого, следует иметь в виду, что после линьки хитиновые покровы еще около месяца остаются достаточно мягкими, чтобы животные могли продолжать свой рост. Из табл. 10 мы видим, что ежегодно линяют все самцы не крупнее 50 мм и самки не крупнее 60 мм. Самцы с длиной карапакса от 60 до 80 мм и самки от 60 до 70 мм линяют не все; более крупные особи или не линяют вовсе, или линяют очень редко. Самых мелких особей с длиной карапакса около 5—8 мм можно встретить в мае и июне, в течение лета размеры их колеблются около 14—16 мм, зимой — около 15—20 мм. Эти данные могут служить основанием для того, чтобы всю или почти всю литоральную популяцию (табл. 10) считать молодью прошлого года рождения, имеющей основной своей массой размеры 30—40 мм; наиболее крупные особи этого поколения, видимо, достигают длины не более 70 мм. Среди самок с икрой самые мелкие имеют размер 60—70 мм, причем только очень незначительное количество их линяло текущим летом, основная масса линявших самок этого размера еще не размножается. По-видимому, эти самки имеют возраст уже от 2 до 3 лет, а основная масса самок откладывает икру лишь на 4-м году жизни. После достижения половой зрелости линька самок, как правило, прекращается, а если происходит, то очень редко; во всяком случае мы часто добывали икроносных самок с прикрепившимися к ним *Balanus crenatus* и *B. balanus* в возрасте до 6+.

Таблица 13

Размеры сбрасываемого и вновь образуемого карапакса у *Hyas araneus hoeki* в губе Дальне-Зеленецкой, июль 1949 г.

Пол	Сбрасываемый карапакс (мм)		Новый карапакс (мм)		Прирост длины (мм)
	ширина	длина	ширина	предполагаемая длина	
Самки	63.7	76.0	70.3	87.5	11.5
	58.0	72.0	67.1	81.5	9.5
	55.5	70.5	62.8	74.0	3.5
Самцы	48.3	61.0	59.8	71.4	10.4
	40.2	52.5	51.9	65.5	13.0

Таким образом, продолжительность жизни баренцевоморских самок *Hyas araneus* составляет около 10—11 лет.

Обрастания хитиновых покровов самцов почти не бывает, что, может быть, обусловлено различием их зимнего местообитания: самцы на зиму остаются на меньших глубинах. Но в тех редких случаях, когда на карапаксе самцов встречаются *Balanus crenatus* или *B. balanus*, последние имеют возраст до 6+, что может свидетельствовать об отсутствии или крайне редкой линьке взрослых самцов. Последняя массовая линька самцов происходит на 3-м году жизни, когда бóльшая их часть имеет размеры 50—60 мм. На 4-м году жизни регулярные линьки прекращаются. Следовательно, продолжительность жизни самцов в общем состаляет, так же как и у самок, 10—11 лет.

Имеются косвенные указания на то, что продолжительность жизни самок несколько бóльшая, чем у самцов. Дело в том, что среди взрослых особей утеря части конечностей представляет собой довольно обычное явление. Интересно, что особи с длиной карапакса менее 60—65 мм, как правило, имеют все конечности неповрежденными, что лишний раз свидетельствует о их более частой линьке. Кроме того, самцы в большинстве случаев также имеют все 5 пар конечностей. Например, среди 73 взрослых крабов размером более 60 мм, собранных в июле 1949 г., оказалось 22 самца и 51 самка. В группе самцов утерянными оказалось 9 конечностей (около 4% всех конечностей), а среди самок — 25 особей, утерявших в общей сложности 47 конечностей (около 10% всех конечностей). Нередко встречаются икроносные самки, имеющие всего лишь 1—2 конечности. Если полагать, что утрата конечностей есть функция времени, то естественно считать продолжительность жизни самок несколько большей по сравнению с таковой самцов. Хотя не исключена возможность, что более интенсивная утрата конечностей самками является следствием их более значительных перемещений: мы уже говорили, что самки на зиму уходят на глубину 25—40 м, в то время как самцы обычно остаются на глубине не более 6—8 м, а нередко зимуют у самой линии отлива.

В открытом море на глубине 85—104 м в апреле среди особей с длиной карапакса до 46 мм встречается уже до 70% полинявших в течение этого месяца и имеющих еще мягкий карапакс. Среди более крупных особей полинявших не встречалось. Самки, вынашивающие зародышей, вполне сформировавшихся личинок или только что отложенные яйца, в текущем году не линяли; нередко на карапаксе у них имелись группы балянусов в возрасте до 4 лет.

В прибрежной популяции Баренцева моря массовая откладка яиц происходит в мае—июне при температуре воды 2—4°, сразу же за выходом в планктон личинок. Отложенная икра вынашивается самками до апреля будущего года, когда из нее выходят вполне сформировавшиеся личинки. Таким образом, период инкубации продолжается около 11 месяцев. На побережье северной Норвегии половозрелость самок наступает в возрасте около 3 лет, а период инкубации, видимо, занимает большую часть года. Массовое появление личинок в планктоне, как и на Мурмане, падает на апрель—май, то же самое наблюдается и у берегов Ирландии (Thorson, 1946). Следовательно, несмотря на значительные температурные различия между перечисленными участками северной Атлантики, сроки размножения по существу остаются неизменными. Заметим, что Шеленберг (Schellenberg, 1928) без ссылки на источник указывает, что у берегов северной Норвегии выход личинок наблюдается в январе—феврале, а уже в марте (у Тромсе) встречаются самки со свежеотложенной икрой. Если эти сведения справедливы, то мы имеем дело лишь с перемещением периода инкубации, но с сохранением его продолжительности.

Следует отметить, что на Восточном Мурмане икрометание практически может иметь место, видимо, в течение круглого года, так как в любой период можно найти самок с только что отложенной икрой без видимых следов начала развития. Точно так же в любое время года встречаются самки с вполне сформировавшимися личинками. Однако наиболее часто самки с вполне сформировавшимися личинками бывают в апреле—мае, а с только что отложенной икрой — в мае—июне. В тех случаях, когда к началу весны развитие не достигает стадии вполне сформировавшихся личинок, выход их происходит лишь на будущий год, а в тех случаях, когда развитие заканчивается к концу лета или зимой, выход личинок задерживается до начала весны. Во всяком случае на Восточном Мурмане в районе губы Дальне-Зеленецкой за весь период наблюдений личинки *Hyas* встречались в планктоне только в апреле—мае. Далее на восток, в районе губы Дроздовки, небольшое количество личинок *Hyas* встречено в июне, а масса — в июле, в последующие месяцы их не было (по материалам М. М. Камшилова). По материалам В. Л. Хмызниковой, личинки в районе Кольского залива в большом количестве наблюдаются в планктоне с мая по июль, то же самое она указывает и для района губы Дальне-Зеленецкой. Для района Финмаркена Хмызникова указывает появление личинок в планктоне в течение апреля—июня. Это позволило ей сделать вывод о том, что сроки появления и исчезновения личинок в планктоне на Мурмане запаздывают на 1 месяц. По нашим данным, появление личинок краба на Мурмане имеет место и в апреле. Следовательно, указания Хмызниковой верны лишь для периода ее работ (1939, 1940 гг.), в другое время сроки появления и исчезновения личинок могут быть иными.

В Белом море время откладки яиц и выхода личинок нами точно не установлено, можно лишь сказать, что икроносные самки могут быть встречены там так же, как и на Мурмане, в любое время года. За период сборов, с июня по октябрь 1949 и 1950 гг., личинки не были найдены ни разу. На основании этого можно предполагать, что выход личинок в планктон и окончание их развития происходят до середины июня; в это же время, очевидно, происходит и икрометание, т. е. при температуре около 0°

Размеры размножающихся самок и особенно их плодовитость изменяются в чрезвычайно широких пределах не только в различных частях ареала, но и в пределах одного участка. Рис. 33 показывает изменчивость индивидуальной плодовитости и размеров тела размножающихся самок в различных популяциях краба за 1948—1951 гг. На представленных графиках хорошо видна совершенно закономерная изменчивость и размеров тела, и плодовитости: наибольшие размеры тела и наибольшая плодовитость наблюдались на Восточном Мурмане, далее на восток и на юг (в Белом море) самки становятся мельче и вынашивают меньшее число зародышей. К сведениям, которые приведены на графиках, добавим, что самки, добытые в небольшом количестве в Кандалакшском заливе Белого моря (в районе мыса Турьего) на глубине 16—20 м, имели длину карапакса от 58 до 63 мм и вынашивали от 6972 до 17 369 зародышей, в среднем 14 354, т. е. по размерам тела и по плодовитости они более всего подходили к восточной баренцевоморской поуляции.

Некоторые предварительные данные по этому вопросу нами уже были опубликованы (Кузнецов, 1951), здесь мы рассмотрим этот вопрос подробнее.

Результаты статистической обработки всего собранного материала по плодовитости и размерам тела размножающихся самок приведены на стр. 234. Эта таблица не только подтверждает установленную графическим путем закономерность о направлении изменчивости размеров тела и пло-

довитости крабов, но и показывает, что более или менее достоверная прямая корреляции между длиной карапакса и количеством вынашиваемых зародышей наблюдается только в Онежском заливе Белого моря; во всех других случаях такая корреляция или отсутствует, или недостоверна.

При сравнении самок различных популяций прямая корреляция между размером тела и плодовитостью кажется несомненной. Однако проверим это путем сравнения плодовитости самок.

Самки из Онежского залива Белого моря при длине карапакса от 55 до 60 мм имеют почти в 3 раза меньшую плодовитость по сравнению с такими же самками из прибрежной популяции Баренцева моря. Самки из Онежского залива Белого моря в массе размножаются при таких мелких размерах тела, при которых баренцевоморские никогда не размножаются (табл. 14).

При помощи графика рис. 34 легко определить вес особей с любой длиной карапакса, что дает возможность сравнить число зародышей, образуемых в различных популяциях на единицу живого веса самки.

На Восточном Мурмане у самых мелких самок со средней длиной карапакса 60 мм на 1 г живого веса развивается 922 зародыша, а у самок

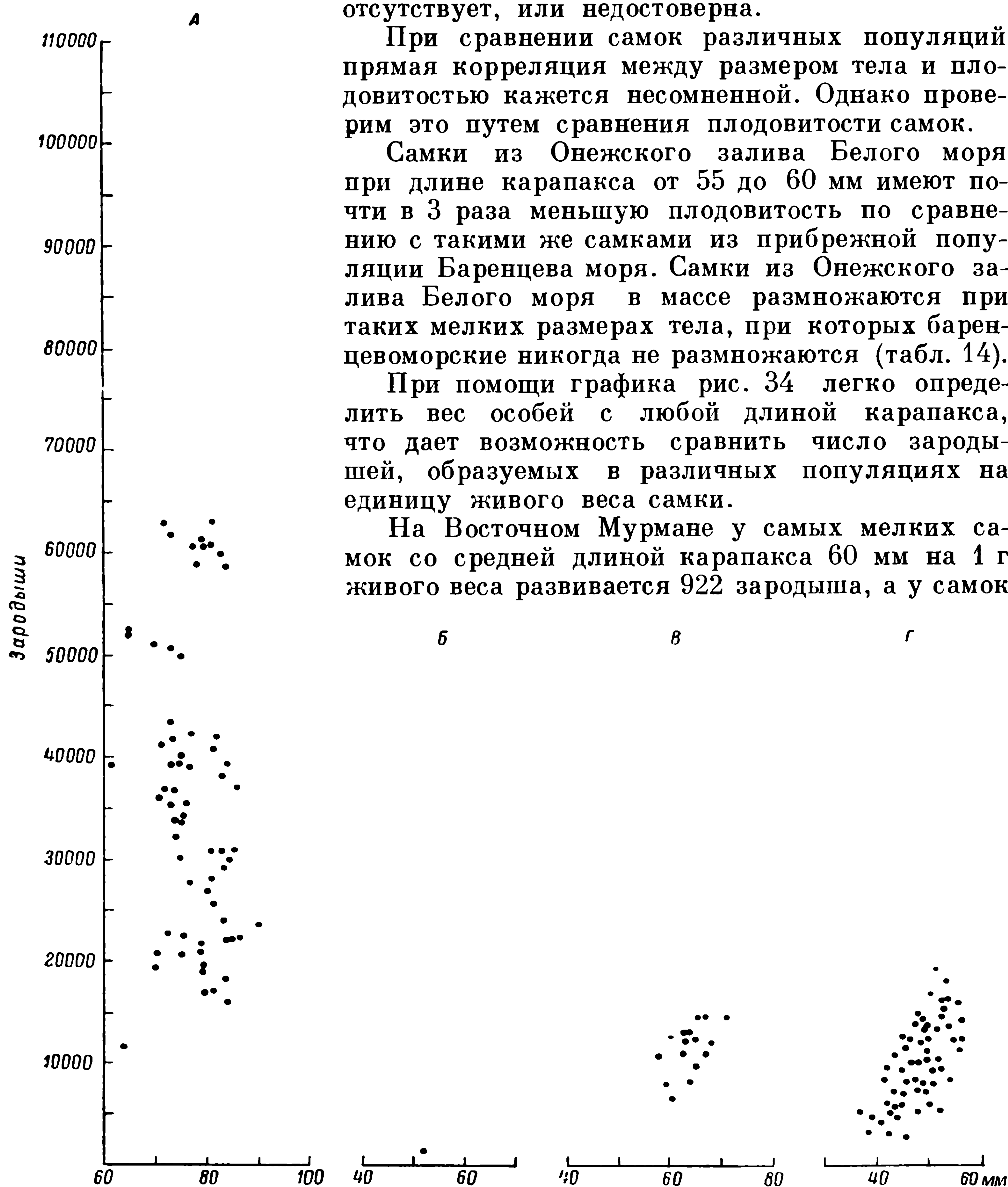


Рис. 33. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Hyas araneus hoeki*, обитающих в различных участках Баренцева и Белого морей.

А — Баренцево море, Восточный Мурман (от 9478 до 109 680 зародышей); *Б* — то же, район Канинской банки (от 1416 до 33 000); *В* — Воронка Белого моря (от 4112 до 47 811); *Г* — Онежский залив (от 2489 до 27 346). (*На оси ординат* — длина карапакса).

из Онежского залива Белого моря при том же размере тела — только 322. Самые крупные самки прибрежной популяции Баренцева моря при средней длине карапакса 90 мм на 1 г живого веса вынашивают 138 зародышей. Иными словами, количество вынашиваемых зародышей на единицу живого веса определяется, как это нетрудно видеть, не размером

Таблица 14

Плодовитость самок *Hyas araneus hoeki*

Длина карапакса (мм)	Баренцево море		Белое море	
	прибрежная часть	восточная часть открытого моря	Воронка	Онежский залив
90	37900	—	—	—
80	45709	—	37500	—
70	41038	24167	21578	—
60	41500	16280	19643	14500
50	—	11346	—	11711
40	—	—	—	6364

тела, а возрастом. В данном примере хорошо видно, что у самок из Онежского залива к концу жизни, т. е. при достижении длины карапакса около 60 мм, оказывается более угнетенным рост, а в меньшей мере — деятельность гонады. У мурманских особей сравнительно меньше угнетен рост и в большей мере — деятельность гонады. Так обстоит дело к концу жизни особей. Наиболее молодые размножающиеся самки со средней длиной карапакса около 60 мм, как уже сказано, на 1 г живого веса вынашивают на Восточном Мурмане 922 зародыша; в Онежском заливе Белого моря самые молодые размножающиеся самки при средней длине карапакса около 40 мм вынашивают только 636 зародышей. Таким образом, в молодом возрасте беломорские самки ведут себя так же, как и многие другие десятиногие раки, т. е. у них в большей мере угнетена деятельность гонады и в меньшей мере рост; к концу жизни беломорские самки этого вида ведут себя так, как не ведет себя ни один из рассмотренных ранее видов: у них в большей мере оказывается угнетенным рост и в меньшей мере — деятельность гонады.

В среднем на 1 г живого веса самки в прибрежной популяции Восточного Мурмана откладывается 390 икринок, в популяции из района Канинской и Гусиной банок — 446, в популяции из Воронки Белого моря — 320 и в популяции из Онежского залива Белого моря — 521. Совершенно очевидно, что в среднем у особей популяции Онежского залива Белого моря сильно угнетен рост, а деятельность гонады, наоборот, протекает наиболее интенсивно, т. е. и путем такого сравнения обнаруживается принципиальное отличие этого вида от всех рассмотренных ранее, у которых более угнетенной оказывалась деятельность гонады.

Прибрежная популяция в Баренцевом море имеет в своем составе до 435 размножающихся самок, а популяция открытого моря — 468. В Воронке Белого моря количество размножающихся самок снижается до 202, а в Онежском заливе возрастает до 577. Воспользовавшись уже известными нам сведениями об индивидуальной плодовитости, определяем, что каждая 1000 особей в перечисленных популяциях ежегодно дает соответственно 18 100 000, 8 200 000, 4 300 000 и 7 200 000 личинок. Как видно, в отличие от других видов, общая плодовитость популяции у этого вида не больше, а меньше, чем у баренцевоморской.

Изложенный материал позволяет определить следующие биологические свойства *H. araneus hoeki* в районе наших исследований.

1. В пределах южной и юго-восточной частей Баренцева моря имеются 2 четко обособленные популяции *H. araneus hoeki*. Прибрежная популяция летом живет в непосредственной близости от берегов и даже поднимается на литораль, а зимой опускается на глубину до 25—40 м. Популяция открытого моря занимает район Канинской и Гусиной банок

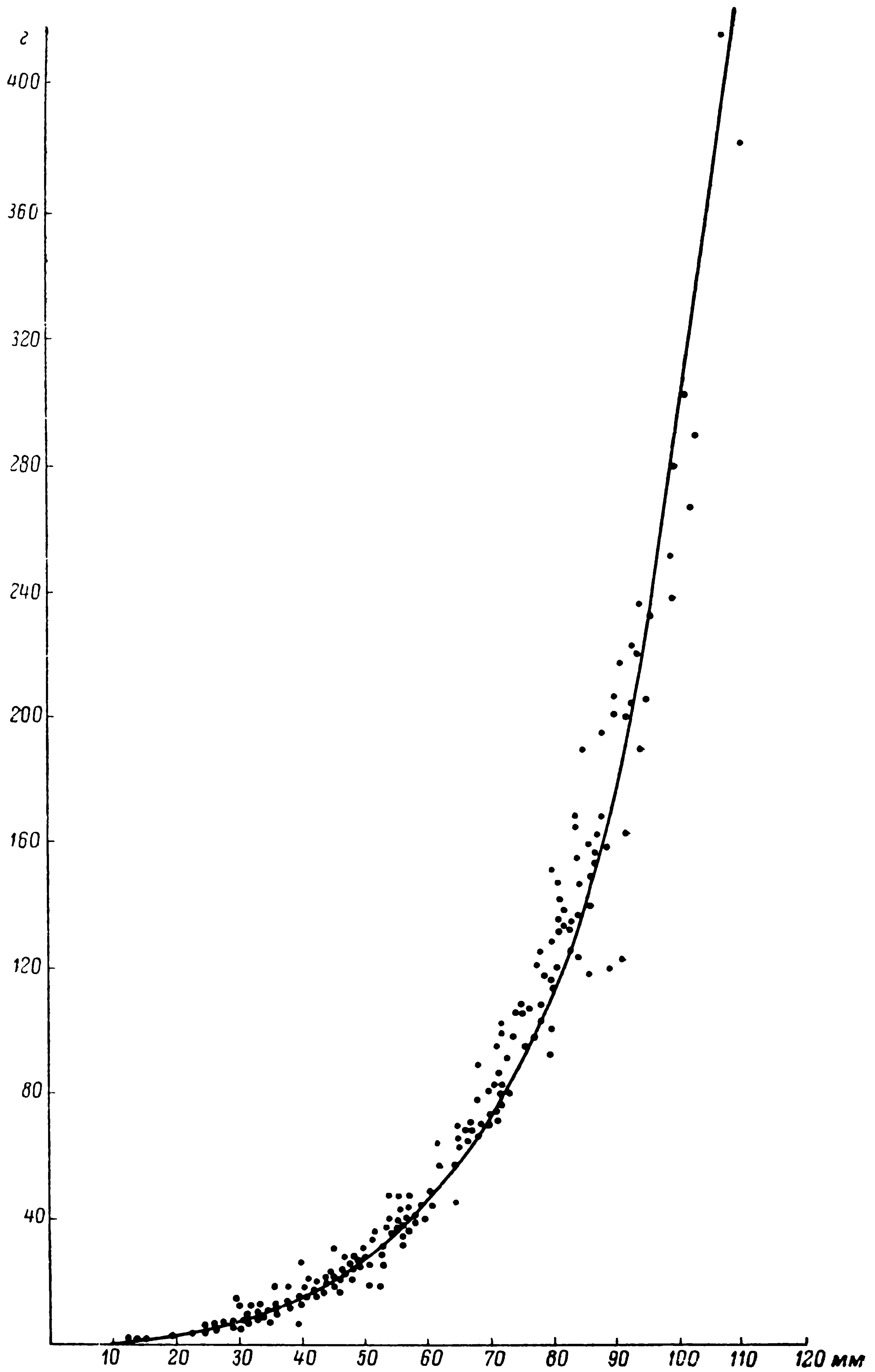


Рис. 34. Длина карапакса и живой вес *Hyas araneus hoeki*.

и постоянно живет в отрыве от берегов на глубинах 70—250 м. В местообитаниях особей прибрежной популяции сезонные и локальные изменения температуры происходят в пределах от —1 до +13°; икряные самки низких температур избегают и обычно не встречаются при температуре ниже 1°. Особи этой популяции живут при солености не ниже 33‰, и лишь весной соленость может иногда падать до 30‰.

Популяция открытого моря живет при температурах 1.5—4° и солености около 34‰.

В районе Воронки Белого моря прибрежная популяция претерпевает некоторые экологические изменения: молодь летом живет на литорали, а взрослые не поднимаются выше, чем на глубину 6—8 м. Эта популяция живет при температуре воды от —1.5 до +10° и при солености не ниже 30—31‰.

В Белом море этот вид образует особенно обширные поселения в Онежском заливе на глубине 8—12 м, иногда он опускается на глубину 30—35 м, а молодь в некоторых случаях поднимается на литораль. Беломорская популяция живет при колебаниях температуры от 1.4 до 16—18°, а икряные самки не встречаются при температуре выше 12—13° Соленость здесь колеблется от 25 до 30‰, но весной возможно и более резкое опреснение.

2. В прибрежной популяции Баренцева моря половая зрелость наступает на 3—4-м году жизни при общей продолжительности жизни не менее 10—11 лет.

Ежегодная линька крабов (в июне—августе в прибрежной популяции Восточного Мурмана и в апреле в популяции из района Канинской и Гусиной банок) имеет место только до достижения ими половой зрелости, после этого линька не бывает или бывает крайне редко. Продолжительность жизни и возраст наступления половой зрелости у особей других популяций пока не установлены.

3. Массовое икрометание в прибрежной популяции Баренцева моря происходит в мае—июне при температуре воды 2—4°, развитие икры заканчивается к апрелю будущего года, т. е. период инкубации продолжается около 11 месяцев. В Белом море икрометание, по-видимому, происходит также в мае—июне при температуре воды около 0° Во всех популяциях икряные самки встречаются в течение круглого года.

4. В прибрежной популяции Баренцева моря длина карапакса икряных самок колеблется от 49.2 до 100 мм (в среднем 78.3 мм), и каждая самка вынашивает в среднем 41 684 зародыша. В районе Воронки Белого моря икряные самки имеют размер от 49 до 79 мм (в среднем 64.6 мм) и вынашивают в среднем 21 111 зародышей.

В популяции открытой части восточной половины Баренцева моря длина карапакса икряных самок колеблется от 42.4 до 71 мм, (в среднем 57.4 мм), а плодовитость в среднем составляет 17 498 зародышей.

В Онежском заливе Белого моря икряные самки имеют длину карапакса от 37 до 56 мм (в среднем 48.5 мм) и в среднем вынашивают 12 498 зародышей.

В Кандалакшском заливе, по предварительным данным, длина карапакса икряных самок от 58 до 63 мм, а средняя плодовитость составляет 14 354 зародыша.

5. Корреляция между размером тела и плодовитостью в большинстве случаев или отсутствует, или мало достоверна.

На 1 г живого веса в среднем для популяции больше всего зародышей образуется у самок из Онежского залива и меньше всего — у самок из Воронки Белого моря. Среди впервые размножающихся самок наибольшее число зародышей дают самки из Онежского залива Белого моря, а в конце жизни они дают уже меньше всех других.

Hyas coarctatus (Leach)

К западу от п-ова Рыбачий *H. coarctatus* довольно широко распространен как в прибрежной зоне, так и в открытом море. В районе же Восточного Мурмана он встречается только вдоль берегов. Небольшими группами или единично он может быть найден здесь на глубинах от 10 до 210 м; более или менее массовые поселения образует в местах с быстрыми течениями на глубине 40—60 м. Значительные скопления этого вида обнаружены к северу и северо-востоку от мыса Святой Нос на глубинах от 50 до 150 м. Известен он и у берегов о. Колгуев (рис. 30).

В нашем распоряжении был материал, собранный в районе мыс Нордкап—Лофотенские острова на глубине около 100 м. В итоге нами обработаны сборы с 3 более или менее обособленных участков: района мыс Нордкап—Лофотенские острова (всего 72 особи, в том числе 38 размножающихся самок), района центральной части Восточного Мурмана (всего 236 особей, в том числе 43 размножающихся самок) и района мыса Святой Нос (всего 111 особей, в том числе 13 размножающихся самок).

В центральной части Восточного Мурмана *H. coarctatus* живет при температуре воды от 1 до 7° и при солености не ниже 33‰. В районе мыса Святой Нос этот вид живет при температуре от 1 до 5° и при солености около 34‰.

Условия жизни этого краба в восточной части Норвежского моря отличаются главным образом лучшим прогреванием воды и наименьшим зимним охлаждением. Иными словами, изменение условий существования с запада на восток идет почти исключительно в направлении уменьшения количества тепла.

В районе мыс Нордкап—Лофотенские острова на глубине около 100 м *H. coarctatus* распределен равномерно и является, очевидно, одним из наиболее массовых видов. За одно траление добывалось 19 особей.

В прибрежных водах Восточного Мурмана распределение этого вида весьма неравномерно: в большинстве случаев, как уже сказано, он встречается единично или небольшими группами, но иногда образует значительные скопления и за одно траление здесь добывается до 35 особей.

В районе к северу и к северо-западу от мыса Святой Нос *H. coarctatus* встречается еще реже, но плотность поселений не становится меньшей: за одно траление добывается до 35 особей.

В Кольском заливе *H. coarctatus* добывался на глубине 30—170 м; у побережья Норвегии — на глубине от 5 до 390 м при температуре воды 2.5—10.9°; в Орезунде — на глубине 25—30 м; у западных берегов Гренландии — на глубине 21—330 м при температуре воды от —0.5 до +2° и при солености 33.3‰.

Отдельные, отрывочные сведения о биологии и распределении этого вида разбросаны во множестве работ (Дерюгин, 1915; Aurivillius, 1898; Nordgaard, 1912; Bjorck, 1913; Stephensen, 1913, 1935; Dons, 1915; Grieg, 1927a, 1927b; Lebour, 1928, 1947; Thorson, 1946), которые, однако, не дают ясного представления о характере его жизненного цикла.

Икряные самки встречались у берегов Норвегии в течение круглого года; Донс считает, что икрометание здесь происходит с июня по сентябрь. Личинки в планктоне у южных берегов Англии встречались в начале весны (в марте), а у берегов западной Гренландии — с мая по сентябрь. Имеются указания на то, что у берегов северной Норвегии половая зрелость наступает в возрасте 2 лет. На этом литературные данные исчерпываются.

В нашем материале наиболее крупные особи обитают в Норвежском море, по мере же продвижения вида на восток размеры особей все более мельчают:

Длина карапакса (мм)	5—10	—20	—30	—40	—50	—60	Всего
Район мыс Нордкап—Лофотенские острова:							
Самцы		—	55	24	22	0	101
Самки	—	—	220/165	451/427	203/203	25/25	899/820
Район губы Дальне-Зеленецкий:							
Самцы	—	17	116	116	33	—	282
Самки	—	49/16	468/186	301/167	0	—	818/369
Район мыса Святой Нос:							
Самцы	18	203	129	17	—	—	368
Самки	0	446/37	167	19	—	—	632/37

Примечание. В знаменателе — количество самок с икрой, найденное в популяции.

В Норвежском море самые крупные особи имели длину карапакса 54.6 мм, в районе губы Дальне-Зеленецкой — 42.9 мм, в районе мыса Святой Нос — 38.8 мм. Большинство особей в Норвежском море располагалось в размерной группе 30—40 мм, в районе губы Дальне-Зеленецкой — 20—30 м и в районе мыса Святой Нос — 10—20 мм. В первом случае сборы проведены в апреле, т. е. до появления молоди текущего года рождения, следовательно, самые мелкие особи были поколением молоди прошлого года. Размеры самых мелких особей были от 20 до 30 мм, причем в этой размерной группе имелось значительное количество икряных самок, приступивших к размножению осенью прошлого года. Таким образом, половая зрелость наступает здесь к концу 1-го лета жизни, т. е. в возрасте нескольких месяцев (3 или 4?). В районе губы Дальне-Зеленецкой сборы произведены в июне—августе. В этом случае длина карапакса самых мелких особей укладывалась в размерной группе 10—20 мм. В этой группе были отставшие в росте и впервые достигшие половой зрелости особи прошлого года рождения. Следовательно, половая зрелость наступает здесь к концу 1-го года жизни, т. е. позднее, чем в Норвежском море. Бóльшая часть особей имела размеры 20—30 мм, среди них было множество икряных самок. Но здесь обнаруживается существенное биологическое отличие от популяции Норвежского моря: в Норвежском море из 220 самок этой размерной группы было 165 икряных (75%), а в районе губы Дальне-Зеленецкой — из 468 только 186 (40%). Иными словами, при меньшем возрасте и при одинаковых размерах в первом случае достигает половой зрелости и размножается большее количество самок, чем во втором. В районе мыса Святой Нос сборы проведены одновременно с районом губы Дальне-Зеленецкой. Здесь наблюдается дальнейшее измельчание особей: самые мелкие из них располагаются уже в размерной группе 5—10 мм, а небольшое количество икряных самок имеет длину карапакса менее 20 мм; более крупных икряных самок в это время не найдено. Заметим, что у более крупных самок в гонадах были зрелые, готовые к вымету овоциты. В этом районе наиболее крупная икряная самка с длиной карапакса 36 мм была добыта в феврале. Несмотря на более мелкие размеры икряных самок, пока еще нет оснований считать их молодью текущего года рождения, достигшей половой зрелости, так как молодь должна появиться позднее. Все эти самки имели, видимо, возраст около 1 года.

В среднем из общего количества добытых особей размножающиеся самки составляли в Норвежском море 52.7%, в прибрежных водах Восточного Мурмана — 18.2%, в районе мыса Святой Нос — 11.8%. Учитывая среднее количество зародышей, вынашиваемых одной самкой,

определяем, что популяция в 1000 особей в перечисленных участках ареала ежегодно дает соответственно 3 009 000, 590 000 и 228 000 личинок.

Заметим пока следующие изменения биологических свойств у *H. coarctatus*, происходящие по мере продвижения его на восток:

а) сокращаются размеры тела и скорость роста;

б) замедляется развитие, что выражается в уменьшении количества особей, участвующих в размножении во всех возрастных группах;

в) увеличивается относительное количество самцов;

г) резко уменьшается общее количество личинок, вынашиваемых всеми самками популяций. Это обстоятельство заставляет предположить, что по направлению с запада на восток или увеличивается выживаемость личинок и молоди, или восточные популяции в известной мере поддерживают свое существование за счет личинок, приносимых с запада.

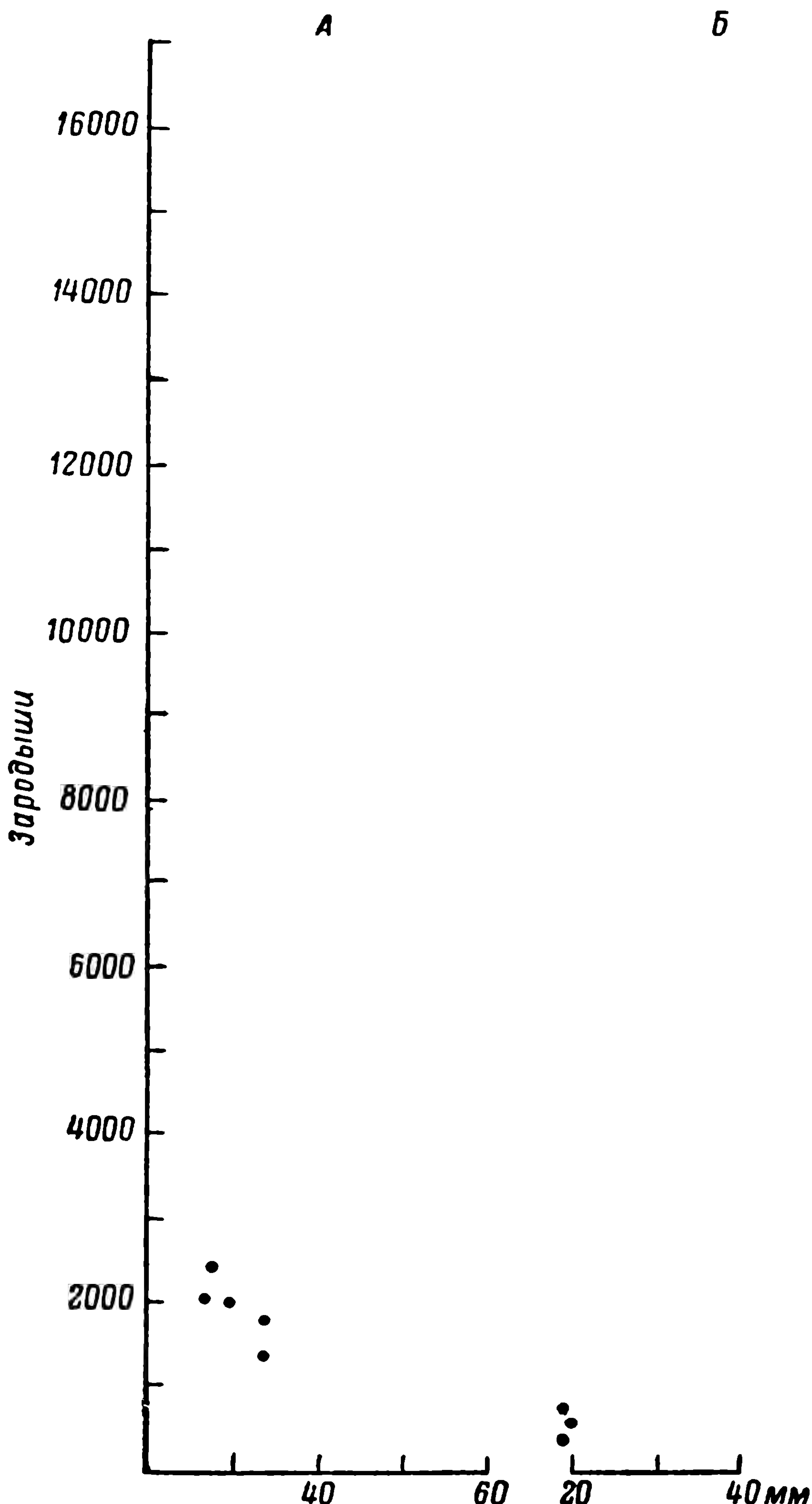


Рис. 35. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Hyas coarctatus*, обитающих в восточной части Норвежского (*А*) и южной части Баренцева (*Б*) морей. (*На оси ординат* — длина карапакса).

Зимой 1952 г. подо льдом в западной части Кандалакшского залива на глубине 10—12 м в ловушку с приманкой на рыбу было добыто 6 экз. этого вида. Это была первая находка *H. coarctatus* в Белом море, прежними исследователями он здесь не обнаружен. Все добытые экземпляры с длиной карапакса от 22.2 до 48.4 мм оказались самками, но икряных среди них не было.

1 экз. этого вида был добыт в Бассейне в 20 милях к северо-востоку от о. Анзерского на глубине 193 м; это была незрелая самка с длиной карапакса 34.8 мм.

Откладывание яиц в районе мыс Нордкап — Лофотенские острова происходит сразу же после выхода личинок: уже в апреле 39% самок было с только что отложенной икрой, а у остальных заканчивала развитие икра, отложенная в прошлом году. По-видимому, эта группа самок отложила икру не позднее мая.

В районе губы Дальне-Зеленецкой самки откладывают яйца в апреле—мае при температуре воды 1.5—3°, у впервые созревающих самок икрометание, видимо, растягивается с июня по сентябрь—октябрь (при температуре воды 2—5°), причем сначала откладывают икру неразмножав-

шиеся самки прошлого года рождения (в возрасте около 1 года), а затем — молодые самки текущего года рождения (в возрасте 3—4 месяцев).

Развитие зародышей заканчивается здесь в апреле—июне будущего года, т. е. период инкубации продолжается 8—12 месяцев.

В районе мыса Святой Нос впервые размножающиеся самки с отложенной икрой были добыты в конце июля; вторично размножающиеся самки здесь крайне редки и откладывают икру, по-видимому, не ранее августа—сентября при температурах воды 2—5° Развитие икры заканчивается в апреле—мае, следовательно, инкубация продолжается около 7—9 месяцев.

Размеры икряных самок и их плодовитость закономерно изменяются по мере продвижения вида на восток (рис. 35).

Результаты статистической обработки материала показывают, что минимальные, максимальные и средние размеры тела размножающихся самок неуклонно уменьшаются по мере продвижения вида на восток (см. Приложение). По существу в такой же закономерности идут и изменения плодовитости. Это обстоятельство, а также высокие коэффициенты корреляции между плодовитостью и размером тела в пределах каждой из трех популяций могут создать впечатление о наличии взаимообусловленности в изменениях рассматриваемых двух биологических явлений. Для более ясного представления о сущности происходящих изменений сравним плодовитость самок *H. coarctatus* различных популяций при одних и тех же размерах тела:

Длина карапакса (мм)	Район мыс Нордкап—Лофотенские острова	Прибрежные воды Восточного Мурмана	Район к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос
47.5	4375	—	—
42.5	5722	4500 (?)	—
37.5	4423	6900	4568 (?)
32.5	2250	3750	?
27.5	1986	3000	3405
22.5	—	1875	2155
17.5	—	1168	1649

Наши данные наглядно свидетельствуют о том, что по мере продвижения краба с запада на восток плодовитость самок одного и того же размера не сокращается, а увеличивается. Снижение средних показателей плодовитости самок восточных популяций происходит за счет участия в размножении большого числа мелких и сравнительно мало плодовитых самок. Минимальные размеры размножающихся самок восточных популяций почти в 2 раза (в линейных единицах) меньше, чем в популяции из Норвежского моря.

Наш материал позволяет определить следующие биологические свойства *H. coarctatus.*

1. В Баренцевом море *H. coarctatus* живет на глубине от 10—15 до 210 м, предпочитая участки с быстрым течением на глубине более 40 м. В местообитаниях этого вида температура воды колеблется от —1.3 до +7°, а соленость не опускается ниже 33—34 $^0/_{00}$.

2. Половая зрелость может наступать в возрасте 3—4 месяцев и не позднее начала 2-го года жизни особей.

Икрометание в пределах района исследований происходит в апреле—сентябре при температуре воды 1.5—5°, развитие икринок заканчивается в апреле—мае при температуре воды 1.5—3° Период инкубации продолжается 8—12 месяцев. Все развитие идет при температуре воды не выше 6—7°, преобладающими температурами являются 2—3° В восточной части ареала температура воды в период инкубации зимой может опускаться до —1.3°

3. Популяция из восточной части Норвежского моря характеризуется следующим: длина карапакса самых крупных особей 54.6 мм, количество размножающихся самок на каждую 1000 особей составляет 527. Длина карапакса икряных самок колеблется от 27 до 55 мм (в среднем 39.9 мм), средняя плодовитость 5711.

Популяция из прибрежных вод Восточного Мурмана содержит в себе на каждую 1000 особей 182 размножающихся самки. Длина карапакса икряных самок колеблется от 19.4 до 42.6 мм (в среднем 28.1 мм), средняя плодовитость 3244. Самые крупные особи имеют длину карапакса 42.9 мм.

Популяция из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос содержит в себе на каждую 1000 особей 118 размножающихся самок (к зиме это количество, возможно, несколько увеличивается). Икряные самки имеют длину карапакса от 16.4 до 36.0 мм (в среднем 22.8 мм) и вынашивают в среднем 2057 зародышей каждая.

БОКОПЛАВЫ

Anonyx nugax (Phipps)

A. nugax — один из самых массовых и широко распространенных представителей фауны ракообразных Баренцева и Белого морей. Поселяется он преимущественно в прибрежной зоне на глубинах от 0 до 60—70 м, но практически распространяется по всей акватории обоих морей, встречаясь на любых глубинах (рис. 36). Нередко в полную воду он поднимается на литораль и даже остается здесь при отливе, прячась среди водорослей или между камнями. По данным Стефенсена (Stephensen, 1923), в северной Атлантике этот вид опускается до самых больших глубин.

В пределах своих местообитаний в изученном нами районе Баренцева моря *A. nugax* подвергается воздействию температуры от —1 до +3°, а неполовозрелые особи, приходящие в августе на литораль, выдерживают повышение температуры до 12—14° В Белом море он живет при температуре от —1.4 до +12°, причем взрослые особи, как и в Баренцевом море, избегают температур выше 3—5° Соленость в местообитаниях *A. nugax* в Баренцевом море от 30 до $34^0/_{00}$, а в Белом — от 24 до $30^0/_{00}$.

Обладая высокой подвижностью, *A. nugax* сравнительно редко попадается в обычные орудия лова (тралы, драги), поэтому получить правильное представление о характере его распределения на основании дражных и траловых сборов практически невозможно. Например, в прибрежной зоне Восточного Мурмана, да и в Белом море до наших исследований изредка удавалось добывать лишь единичных особей; в дальнейшем будет показано, какой колоссальной численности достигают здесь поселения этого вида. Следует считать, что добыча *A. nugax* драгой или тралом свидетельствует о крайне высокой численности вида на данном участке. На нашей карте (рис. 36), составленной по траловым сборам Н. М. Книповича и некоторых других исследователей, хорошо видно, что наиболее массовые поселения этого вида сосредоточены в юго-восточной части Баренцева моря, в прилегающих участках Полярного Бассейна, Карского и Гренландского морей и в Белом море. Центральная часть Баренцева моря населена этим видом сравнительно бедно.

По характеру питания *A. nugax* — типичный падальщик и пожирает не только трупы животных, но и попавшую в сети рыбу, успевая в течение одной ночи полностью ее уничтожить или сильно повредить. Именно этой особенностью мы воспользовались при изучении его биологии. Сбор материала велся при помощи специальных ловушек с приманкой на мясо или рыбу (Кузнецов, Матвеева, 1948); этим способом удалось добыть громадное количество особей (более 3 млн), превышающее все, что было получено по другим видам.

Об относительной численности аноникса можно судить по размерам его суточных уловов в различных участках Баренцева и Белого морей (сентябрь—октябрь 1949 и 1950 гг.):

		Количество особей
Баренцево море		
Губа Ярнышная	глубина 4 м	967
	глубина 25 м	336
Губа Дальне-Зеленецкая	глубина 3 м	3526
	глубина 12 м	2460
	глубина 25 м	923
Пролив между материком и о. Б. Харлов, глубина 10 м		705
Белое море		
Воронка		
Губа Каковиха, глубина 8 м . . .		4046
Против губы Каковихи, глубина 62 м		267
Горло		
Пролив между материком и о. Сосновцом, глубина 10 м		6240
Против дер. Инцы, глубина 32 м . .		2234
Около мыса Зимнегорского, глубина 35 м		147
Двинский залив		
Около мыса Яренгский Рог, глубина 46 м.		6482
Около мыса Малинник, глубина 64 м		1
Губа Унская, глубина 9 м . .		11
Около мыса Полтаминка, глубина 4 м		0
Около мыса Куйского, глубина 10 м		0
Онежский залив		
Около Самболудского стамика, глубина 19 м		6655
Около о. Анзерского, глубина 9 м		10722
К северо-востоку от о. Анзерского, глубина 170 м		208
Около о. Жижгина, глубина 3 м . . .		49
У западного берега о. Соловецкого, глубина 12 м		45867
У западного берега о. Русский Кузов, глубина 12 м		1408
В проливе между островами Русский и Немецкий Кузов, глубина 8 м . . .		3229
Губа Пушлахта, глубина 3 м		0
У западного берега о. Б. Жужмуй	глубина 10 м	1260
	глубина 38 м	59
Около мыса Чесменского, глубина 54 м		1997
Около дер. Лямца, глубина 4 м		27517
О. Кондостров	с восточной стороны, глубина 30 м	1321
	с западной стороны, глубина 9 м	111
Около о. Березовец, глубина 6 м		0
Около о. Бережной, глубина 6 м .		1654
Около о. Шоглы, глубина 8 м		0
Кандалакшский залив		
Около дер. Кашкаранцы, глубина 6 м		17127
Губа Гридина, глубина 6 м .		268
Около о. Палостров, глубина 8 м		23672
Около мыса Турьего	глубина 5 м	6402
	глубина 14 м	4962
Около о. Вольостров	глубина 3 м	9627
	глубина 8 м	2999
Губа Падан	глубина 6 м	1506
	глубина 10 м	6739
	глубина 20 м	1806

Губа Шарапиха	глубина 6 м	5317
	глубина 20 м	36746
Около мыса Педунова	глубина 5 м	72166
	глубина 10 м	119112
Около горы Крестовой	глубина 5 м	1273
	глубина 25 м	769

Наибольший суточный улов (119 112 особей) был в Кандалакшском заливе Белого моря. Суточные уловы на Мурмане в это же время значительно меньше (не более 3526 особей). Сравнивая размеры суточных

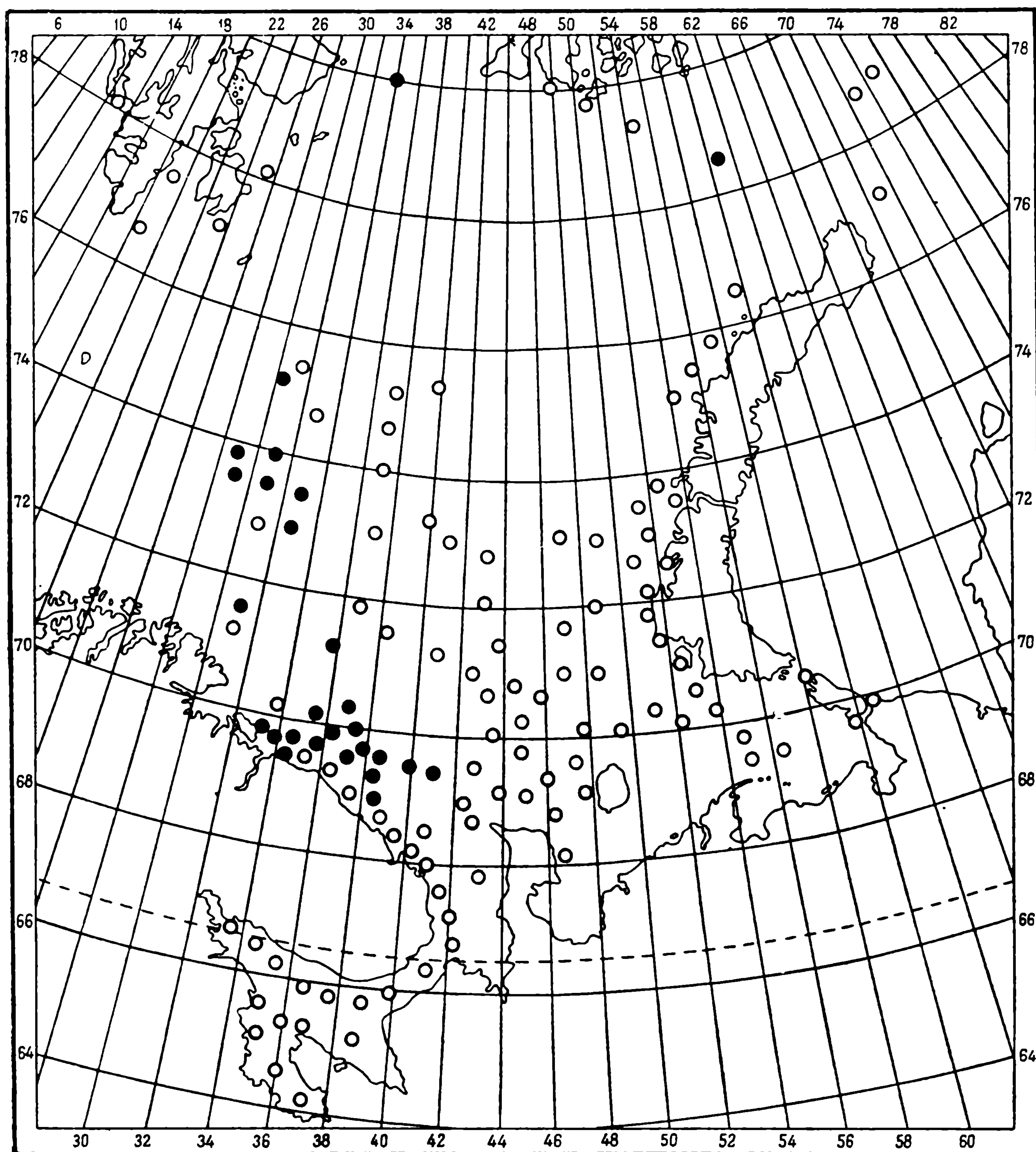


Рис. 36. Распространение *Anonyx nugax* (*светлые кружки*) и *Epimeria loricata* (*темные кружки*) в Баренцевом и Белом морях, а также в прилегающих частях Полярного Бассейна, Карского и Гренландского морей.

уловов аноникса на различных участках Баренцева и Белого морей, легко заметить, что наиболее постоянны и наиболее многочисленны уловы в Кандалакшском заливе. Если взять среднюю величину уловов для каждого участка, то она выразится следующими цифрами: Баренцево море — 1486, Воронка Белого моря — 2156, Горло Белого моря — 2874, Двинский залив Белого моря — 1299, Онежский залив — 6003,

Кандалакшский залив — 19 406. Эти цифры свидетельствуют о значительно большей численности вида почти на всех участках Белого моря; особенно высокая численность в Кандалакшском заливе (почти в 14 раз более высокая, чем в Баренцевом море). Однако количество органического вещества, создающегося за счет жизнедеятельности какого-либо вида, определяется не только его численностью, но и размерами особей. Сравнивая размерный состав популяций с различных участков района исследований (табл. 15), можно заметить, что наиболее крупные особи обитают в Кандалакшском заливе, а наиболее мелкие — в Баренцевом море и в некоторых участках южной половины Онежского залива. В целом же с полным основанием можно считать беломорских особей более крупными по сравнению с баренцевоморскими. Максимальная длина тела наиболее крупных самок в Баренцевом море не превышала 24 мм, а в Белом море — 46 мм.

Стефенсен (Stephensen, 1923) приводит обширные данные о максимальных размерах *A. nugax* в различных частях его ареала. Наиболее крупных размеров (40—50 мм) особи достигают в Карском море, у берегов Шпицбергена, у берегов северо-восточной Гренландии и на больших глубинах северной части Атлантического океана. Наиболее мелкие размеры (10—20 мм) имеют особи у берегов Исландии и Норвегии.

К сказанному Стефенсеном добавим, что, по коллекциям Зоологического института, крупные особи с длиной тела до 50 мм в массовом количестве населяют Чукотское, Охотское и частично Берингово моря. По траловым сборам Н. М. Книповича, такие же крупные особи в большом числе встречаются в юго-восточном углу Баренцева моря, к северу от устья реки Печоры.

Таким образом, наша баренцевоморская популяция составлена более мелкими, а беломорская — наиболее крупными особями. При изучении характера распределения крупных и мелких особей легко заметить, что распределение мелких почти полностью повторяет картину распределения районов интенсивного рыбного промысла. Иными словами, там, где имеются большие скопления рыбы, живут только мелкие особи, а там, где рыбы нет, или там, где ее мало, анониксы достигают наиболее крупных размеров. Подобное совпадение позволяет считать, что при наличии больших скоплений рыбы масса анониксов потребляется ею в пищу и не успевает достигнуть предельной продолжительности жизни и размеров. Следовательно, вся масса беломорских особей при наличии там достаточного количества рыбы могла бы служить прекрасным источником пищи. Отсутствие соответствующего количества рыбы — первая и основная причина высокой численности и крупных размеров беломорских анониксов. Поэтому утверждение Брока (Broch, 1933) о том, что крупные размеры в высокоарктической области обусловлены повышением скорости роста, кажутся ошибочными. Здесь дело не в повышении скорости роста, а в увеличении продолжительности жизни из-за отсутствия соответствующего количества хищников. Весьма возможно, что существенное значение имеет и повышенная жизнестойкость особей, полученная ими в результате развития в более суровых условиях внешней среды.

В открытой части Баренцева моря *A. nugax* поедается промысловыми возрастами трески (Зацепин, Петрова, 1939), а в прибрежной зоне — ее молодью (по материалам Мироновой); камбалы (*Pleuronectes flesus* и *Limanda limanda*) также истребляют значительное количество особей этого вида (Булычева, 1948). Напомним еще, что *A. nugax* служит одним из важнейших пищевых объектов китов.

В Белом море получается взаимоотношение, обратное тому, которое обычно существует между хищниками и жертвой: здесь не рыба истребляет аноникса, а аноникс вследствие своей высокой численности и малой

Таблица 15

Размерный состав популяции в 1000 особей *Anonyx nugax* в различных местообитаниях Восточного Мурмана и Белого моря, 1949 г.

Длина тела (мм)	Баренцево море губа Дальне-Зеленецкая	Белое море: Губа Каковиха, 20 IX, глубина 6 м	у дер. Кашкаранцы, 16 X, глубина 6 м	мыс Турий, 15 X, глубина 18 м	губа Падан, северная часть 30 X: глубина 6 м	губа Падан, северная часть 30 X: глубина 20 м	губа Падан, устье, IX, глубина 16 м	о. Вольостров, 14 X, глубина 16 м	мыс Педунов: глубина 5 м	мыс Педунов: 2 X глубина 10 м	мыс Педунов: 6 X глубина 28 м	мыс Качинный, 5 X, глубина 75 м	около Крестовой горы, 3 X: глубина 5 м	около Крестовой горы, 3 X: глубина 25 м	мыс Шарапов, 27 X: глубина 6 м	мыс Шарапов, 27 X: глубина 20 м
42—40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	48	0	0	0	0
40—38	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38—36	0	0	0	31	0	0	0	5	0	0	1	48	0	0	0	0
36—34	0	0	0	53	0	2	0	10	0	0	8	286	0	0	0	0
34—32	0	0	0	21	0	4	0	13	0	0	8	96	0	0	0	0
32—30	0	0	0	21	0	2	0	21	0	0	5	48	0	0	0	0
30—28	0	0	0	42	0	0	0	5	0	1	3	0	0	0	0	0
28—26	0	0	0	84	0	0	0	15	0	0	6	141	0	0	0	0
26—24	0	0	0	131	0	13	0	33	0	0	0	48	0	0	0	0
24—22	0	0	0	112	0	9	0	51	0	0	7	96	0	0	0	2
22—20	0	35	0	131	0	14	0	49	0	1	8	141	0	0	0	7
20—18	0	81	8	53	0	38	0	44	3	4	9	0	0	0	0	20
18—16	10	116	16	124	39	69	20	29	6	5	56	48	10	19	0	78
16—14	20	191	47	94	435	334	430	159	105	113	304	0	20	240	15	210
14—12	10	182	98	31	286	253	353	152	147	278	288	0	10	173	20	229
12—10	80	208	146	10	133	194	169	173	113	129	166	0	80	182	12	222
10—8	730	122	250	21	65	42	15	139	96	37	60	0	730	136	52	123
8—6	150	24	255	21	29	18	0	29	193	167	25	0	150	136	71	41
6—4	0	29	180	10	13	8	12	71	328	264	37	0	0	109	324	68
4—2	0	12	0	0	0	0	1	2	9	1	0	0	0	5	506	0

численности рыбы истребляет ее. Он нападает на рыбу, не только попавшую в сети или другие орудия лова (мережи), но и находящуюся на свободе. Автору приходилось наблюдать, как камбала, пришедшая к скоплению аноникса в ловушке, была атакована им и в течение 5—10 мин. у нее оказались объедены жабры и брюшная часть тела.

Так обстоит дело с численностью и распределением этого вида в Баренцевом и Белом морях.

Количество попадающих в ловушку *A. nugax* изменяется в разное время суток и в разное время года.

Прежде чем перейти к изложению закономерностей сезонных изменений в поведении аноникса, следует сказать несколько слов о том, насколько объективные данные мы получали при помощи наших ловушек. В первый период работ экспозиция ловушки продолжалась от 2 до 4 час., в течение суток мы имели, следовательно, 6 или 12 наблюдений. Для определения правильности такой экспозиции мы одновременно установили в губе Дальне-Зеленецкой 6 совершенно одинаковых ловушек в непосредственной близости друг от друга и затем поднимали их поочередно, через каждые 10 мин. Результаты этих наблюдений, проведенных 7 апреля 1949 г., оказались следующими:

Ловушки .	I	II	III	IV	V	VI
Время экспозиции (мин.) . .	10	20	30	40	50	60
Количество особей	4	168	50	237	6854	74

По-видимому, скопление *A. nugax* в ловушке может происходить в очень короткий срок; причинами же отсутствия корреляции между временем нахождения ловушки на дне и количеством попадающих в нее особей может служить неравномерность распределения животных на дне. Правильность этого предположения мы проверили в тот же день, одновременно установив все 6 ловушек и одновременно подняв их после получасовой экспозиции. В ловушках оказалось следующее количество особей: 20, 9, 26, 146, 1958, 7312. Следовательно, массовые скопления животных охватили лишь две крайние ловушки, а остальные оказались по существу за границами их косяка. Результаты этих наблюдений заставили нас сократить экспозицию до 1 часа, хотя и этот срок в целом ряде случаев оказался слишком велик; для получения полного сбора достаточно было 5—10 минутного нахождения ловушки на дне. Однако, не преследуя цели выловить как можно большее количество особей, мы остановились на часовой экспозиции и в дальнейшем строго придерживались этой величины.

Движение анониксов происходит не только в непосредственной близости от дна, но часть особей может подниматься и в толщу воды. Одновременные наблюдения в Белом море с ловушками, подвешенными на разных расстояниях от дна, показали, что на высоте 2 м от дна плотность косяка составляет оксло $^{1}/_{5}$ от плотности его на дне; на высоте 3 м — около $^{1}/_{8}$, а на высоте 5 м встречаются лишь единичные особи.[1]

Занимая обширные площади дна от литорали до самых больших глубин, этот вид распределен далеко не равномерно. Неполовозрелая молодь обычно прижимается ближе к берегу; например, в Белом море взрослые особи на глубине менее 5 м встречаются единично, а основная масса популяции представлена здесь молодью текущего года рождения. Уже на глубине 15—20 м значительно увеличивается количество взрослых осо-

---

[1] Такое распределение по вертикали представляет собой, конечно, лишь частный случай. Совершенно очевидно, что там, где аноникс служит пищей китам, он в массовом количестве должен подниматься на значительную высоту от дна.

бей, а количество молоди снижается; на глубине свыше 50 м встречаются только взрослые. Такое распределение хорошо видно из табл. 16. Подобную же картину мы имеем и в Баренцевом море, с той лишь разницей, что здесь особи крупнее 22—24 мм вообще не встречаются.

В течение всего периода наблюдений в Баренцевом море, как правило, в дневные часы *A. nugax* в ловушку или не идет вовсе, или попадается лишь единично: количество попадающих в ловушку в дневные часы не идет ни в какое сравнение с количеством, попадающих в течение ночи (табл. 16). Из этой же таблицы видно, что в течение лета попадание в ловушку чаще всего сокращается до нуля. В 1948 г. попадание в ловушку прекратилось уже в феврале, а в 1949 и 1950 гг. — в апреле. Это связано с отходом животных от берегов на весь период весны и лета. Попадание в ловушку обычно начинается в сентябре или в октябре и продолжается, как уже сказано, до февраля или апреля. Малое количество особей, попадающих в ловушку в течение дневных часов, и почти полное отсутствие их в течение полярного дня дают основание полагать, что основным фактором, регулирующим активность нападения аноникса на приманку, служит интенсивность солнечного освещения; 37 суточных наблюдений, проведенных с февраля по июнь 1950 г., полностью подтверждают это предположение (табл. 17). Результаты этих работ с неопровержимой ясностью показали, что основным фактором, определяющим изменения активности нападения на приманку в течение суток и в разное время года, является свет. Но на фоне действия этого основного фактора активность нападения на приманку может резко изменяться под влиянием различных случайных факторов. Из табл. 17 видно, что зимой обычное массовое попадание в ловушку нередко сменялось периодами полного отсутствия аноникса. Мы пытались связать эти спорадические явления с разными фазами луны, но, как свидетельствуют приведенные в таблице материалы, последняя и характер приливо-отливной волны не оказывают влияния на интенсивность нападения на приманку. Тщательное сопоставление данных этих наблюдений с изменениями температуры, направления и скорости ветра, облачности и волнения показали, что и эти факторы не определяют собой активности и массовости подхода аноникса к ловушке.

После этого встал на очередь вопрос об определении роли самого света как фактора, непосредственно воспринимаемого органами чувств животного. Для решения этого вопроса над водой был установлен прожектор мощностью в 2 квт, луч которого с высоты 3 м был направлен в ловушку. Наблюдения проводились в течение 4 ночных часов при получасовой экспозиции ловушки. Первая ловушка освещалась в течение всего периода нахождения на дне, вторая вовсе не освещалась, третья освещалась и т. д., таким образом, из 8 ловушек 4 работали на свету и 4 — в темноте:

					Всего
При освещении	1398	3399	2662	2112	9571
В темноте	4319	5728	3320	2993	16360

Хотя отрицательное действие света очевидно, но совершенно ясно, что в данном случае свет (как фактор, непосредственно воспринимаемый органами чувств животного) играет лишь второстепенную роль в определении активности нападения аноникса на приманку. По-видимому, интенсивность освещения служит лишь фактором, на основе которого у животного в процессе исторического развития выработался определенный жизненный ритм, выражающийся в подходе к пище лишь в темное время суток, когда меньше всего опасности подвергнуться нападению со стороны врагов, среди которых главное место принадлежит рыбам.

Таблица 16

Количество *Anohyx nugax*, попадавших в ловушку в разное время суток

Дата начала наблюдений	Часы												Всего за сутки
	12	14	16	18	20	22	24	2	4	6	7	10	
14 VII 1947	121	30	29	20	30	39	6	10	45	50	144	42	566
29 X	0	0	4	1	3	0	0	2	0	0	2	4	16
25 XI	2	0	0	0	0	0	0	0	18	12	32	0	64
23 XII	0	0	0	0	0	0	0	530	426	470	348	515	2289
29 I 1948	1	0	0	500	3000	291	196	5	7	4	2	0	4006
29 II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24 III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22 IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31 V	1	4	1	0	0	0	0	1	5	0	2	0	15
30 VI	0	0	0	1	12	0	0	8	0	0	0	0	21
22 VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23 VIII	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
1 X	0	0	0	0	0	0	0	98	28	0	2	0	128
26 XI	4	2	0	4	1	1	17	3	188	5	1	10	66
9 XII	0	0	1	1	7	39	40	48	39	35	85	12	308
12 I 1949	5	40	18	0	2	0	0	0	0	0	0	5	70
2 III	54	12	8	1	10182	835	30	266	0	32	0	0	11421
1 IV	0	0	0	0	0	356	2141	25	0	0	0	0	2522
3 IV	0	0	0	0	0	2514	12	304	87	1083	5	7	4012
4 IV	0	0	3	7	5	74	1358	401	0	0	0	0	1848
5 IV	0	0	0	0	0	0	2448	620	3	3	1	0	3075
6 IV	0	0	0	0	0	188	1993	134	9	6	0	0	2330
10 V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17 VI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24 X	0	0	0	0	336	1005	317	625	168	922	53	0	3426

Этот жизненный ритм настолько утвердился, настолько стал неотъемлемой биологической особенностью вида, что уже случайное освещение в «неположенное время» не может в какой-либо мере существенно его нарушить. К этому еще добавим, что попытки добыть анониксов в дневное время путем специального затемнения ловушек положительных результатов не дали. В течение нескольких дней за время с 12 до 16 час. (в апреле 1950 г.) таким способом нам не удалось поймать ни одной особи.

Эта своеобразная роль света в поведении аноникса еще более рельефно выделяется в Белом море. Сравнение продолжительности активного периода аноникса на различных участках его ареала показывает наличие широкой его изменчивости (табл. 18). На некоторых участках период массового попадания в ловушку занимает лишь 5—6 час. в сутки (губа Каковиха, о. Сосновец, мыс Чесменский, дер. Лямца, о. Бережной и др.), а на других продолжается бóльшую часть суток или даже круглые сутки (мыс Педунов, мыс Турий). Все эти наблюдения проведены за довольно короткий промежуток времени (сентябрь—октябрь), следовательно, при более или менее одинаковой продолжительности дня и ночи. Это может свидетельствовать, что продолжительность активного периода в течение суток определяется не столько светом, сколько местными условиями в каждом отдельном случае, о природе которых нам почти ничего не известно.

Сезонные изменения активности нападения на приманку в Белом море в общем идут в той же последовательности, что и в Баренцевом море. Более или менее систематические наблюдения проведены нами на Карельском берегу в районе губы Гридиной. Здесь, так же как и в Баренцевом море, в течение лета аноникс в ловушку почти не идет, а попадание его начинается не ранее августа, продолжаясь до весны. Образование толстого ледяного припая, являющегося мощным фактором затемнения на весь зимний период, никакого влияния на суточный ход этого вида не оказывает, и продолжительность активного периода остается постоянной, независимо от наличия или отсутствия ледяного покрова.

В Баренцевом море откладка самками яиц начинается в январе или в феврале при температуре воды около —1° и заканчивается в первой половине апреля при температуре около 1—2°. При биологическом анализе популяции сразу же бросаются в глаза две биологические особенности: с момента появления размножающихся самок и до их исчезновения ни разу не было встречено зародышей, развившихся далее начальных стадий дробления; в течение всего этого периода относительное количество размножающихся самок оставалось почти неизменным. Например, по наблюдениям 1951 г., размножающиеся самки составляли от всей популяции 1 марта — 0.04%, 13 марта — 0.4%, 17 марта — 0.9%, 21 марта — 0.6%, 3 апреля — 0.4%. Ранее 1 марта и после 3 апреля размножающиеся самки в этом году не встречались. Указанные биологические особенности объясняются, видимо, тем, что самки, отложившие яйца, вскоре отходят от берегов, а все развитие зародышей протекает в открытом море при температуре воды около 2—3°. Поэтому в каждый срок наблюдений нам попадались самки, еще не успевшие отложить яйца или только что отложившие их. Это дает основание считать, что и количество фактически размножающихся самок значительно выше, чем мы могли зарегистрировать в каждый срок наблюдений. И действительно, если проследить количество взрослых (по размерам) самок в популяции, то будет видно, что оно постепенно убывает и к концу периода икрометания их остается очень немного. Например, в феврале 1950 г. самок с длиной тела более 15 мм (минимальный размер размножающихся в этом году самок) было в популяции 8.3%, а в начале апреля — только 0.2%.

Таблица 17

Количество *Anonyx nugax*, попавших в ловушку в разное время суток при различных фазах луны

(1950 г., губа Дальне-Зеленецкая, глубина 1 м)

Фаза луны	Дата начала наблюдений	Часы 14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Всего за сутки
	Февраль																									
○	2	0	53	68	0	988	90	59	6	101	5	24	40	274	346	871	6418	11014	1698	22002	4200	0	0	0	0	48257
○	3	—	29	8	7	738	38	8	1	4	0	0	0	0	0	0	3	25	4	0	0	290	468	—	464	2087
☽	9	180	13	0	0	3	32	13007	6371	7206	9300	3627	976	592	1342	315	2484	1612	292	256	79	91	99	61	34	47972
☽	10	1271	121	102	16	24	7940	10053	8812	11729	29340	20219	12420	5682	4161	1456	1386	113	0	0	1388	243	98	49	36	116659
●	16	0	0	0	0	3	7574	14162	9256	2358	3884	2316	1056	492	108	733	4424	2938	484	0	0	1	0	0	135	49924
●	17	0	0	0	16	29	7471	29	11654	3412	144	44	2460	14	0	0	38	180	15	0	0	15	0	9	2	25532
☾	24	0	0	0	0	0	0	15	6890	8658	6468	5732	6029	2172	1497	644	432	510	37	0	0	0	0	0	0	39084
☾	25	0	0	0	0	0	5	1838	5	6174	4	894	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8920
	Март																									
○	4	За двое суток наблюдений в ловушку не было поймано ни одной особи																								
○	5																									
☽	11	0	0	0	0	0	0	0	5764	44	5054	904	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11798
☽	12	0	0	0	0	0	0	0	0	8700	0	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8756
●	18		11	23	9	38	386	320	9742	1787	4038	6115	3632	3967	5629	2586	2478	130	13	1	0	0	323	53	16	41319
●	19	0	0	0	2	0	2	220	5619	7174	7866	7783	7086	5998	3683	3001	428	187	0	0	0	0	0	0	0	49045
☾	25	0	32	18	0	0	7	2596	11568	7738	5031	4390	254	4301	2367	708	102	36	11	0	0	0	0	0	13	40272
☾	26	0	0	0	12	3	4	3	931	2334	18842	2489	6273	837	808	322	198	63	0	0	0	0	0	0	0	33119
☾	27	0	2	4	234	166	808	302	1025	10912	9473	5016	527	8910	90	271	168	79	157	12	0	0	34	0	0	38190
	Апрель																									
○	2	0	0	3	42	83	49	57	12	17854	8545	18721	10132	578	764	319	41	30	23	24	2	438	33	0	100	57850
○	3	0	0	0	52	43	0	78	8	4784	18486	13779	8486	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	45718

							96	27	**117**	**2536**	**5386**	**4375**	**2526**	**1479**	**1822**	**214**	**68**	39						16		1876.
☽	10	11	0	2	79	6	86	52	**0**	**401**	**1076**	**8319**	**4886**	**2920**	**497**	**102**	**69**	7	7	0	0	0	0	**0**	0	18516
●	17	0	0	0	26	87	94	53	11	**0**	**69**	**7390**	**4855**	**3554**	**636**	**0**	**0**	0	0	0	0	0	7	0	0	16782
●	18	За трое суток наблюдений в ловушку не было поймано ни одной особи																								
☾	25																									
☾	26																									
	Май																									
○	2	11	7	330	223	97	5	4	2	0	**0**	**0**	**19**	**—**	**—**	0	166	7	24	11	3	217	270	75	11	1486
○	3	0	0	0	0	50	1	5	0	0	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	0	0	2	5	1	0	9	17	3	2	95
☽	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**0**	**0**	**0**	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4
☽	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**0**	**0**	**0**	0	0	0	0	0	0	0	0	19	32	5	65
●	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
●	18	0	0	0	23	14	8	6	21	11	19	0	6	3	6	8	6	2	0	8	1	0	0	0	0	152
☾	24	247	32	2	2	3	1	7	0	0	0	0	0	2	0	0	0	9	36	21	13	54	94	30	13	566
☾	25	30	5	5	9	15	29	31	11		2	0	3	0	58	16	33	6	0	10	0	74	8	23	144	517
○	31	2	0	0	3	2	14	2	6	27	11	120	88	4	3	1	3	1	2	0	42	115	20	23	1	490
○	1	3	2	1	1	3	0	0		1	2	0	1	4	1	0	2	1	0	0	0	13	9	2	0	48
☽	9	39	141	134	47	22	30	6	10	7	4	2	0	5	2	15	21	10	2	34	1	0	9	17	98	656
☽	10	0	9	1	1	3	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	10	1	43

Примечание. ○ новолуние, ● полнолуние, ☾ последняя четверть, ☽ первая четверть, *темный шрифт* — уловы в темное время суток.

Т а б

Количество *Anonyx nugax*, попадавших в ловушку в разное время суток на

Место наблюдения	Ча			
	12	13	14	15
Баренцево море				
Губа Дальне-Зеленецкая, глубина 3 м	0	0	0	0
Белое море				
Губа Каковиха, глубина 6 м	0	0	0	0
Горло				
Около о. Сосновца, глубина 10 м	0	0	0	0
Кандалакшский залив				
Около дер. Кашкаранцы, глубина 6 м	0	0	0	0
Около мыса Турьего, глубина 6 м	0	167	234	318
Около мыса Турьего, глубина 14 м	0	0	3	3
Около мыса Турьего, глубина 6 м	0	0	0	0
Губа Падан, глубина 10 м	0	0	0	0
Губа Падан, глубина 20 м	0	0	0	0
Около мыса Педунова, глубина 5 м	1042	316	6960	633
Около мыса Педунова, глубина 10 м	6388	2486	4839	1119
Около горы Крестовой, глубина 5 м	0	0	400	0
Около горы Крестовой, глубина 25 м	0	0	189	0
Губа Шарапиха, глубина 6 м	0	0	0	0
Губа Шарапиха, глубина 20 м	0	0	0	0
Онежский залив				
Северный берег о. Анзерского, глубина 9 м	—	—	—	—
20 миль к северо-востоку от о. Анзерского, глубина 170 м	—	—	—	—
Западная сторона о. Соловецкого, глубина 12 м	—	—	—	—
Салма между островами Немецкий и Русский Кузова, глубина 8 м	—	—	—	0
С северо-западной стороны о. Б. Жужмуй, глубина 10 м . . .	—	—	—	—
О. Бережной, глубина 6 м . . .	0	0	0	0
В 5 милях к юго-западу от мыса Чесменский, глубина 54 м . .	—	—	—	—
Около дер. Лямца, глубина 4 м	0	0	0	0
Двинский залив				
В 10 милях к северу от мыса Яренгский Рог, глубина 46 м	47	—	—	—

лица 18

разных участках Баренцева и Белого морей с 15 XI до 5 X 1949 и 1950 гг.

16	17	18	19	20	21	22
0	0	0	168	268	951	54
0	0	0	0	0	56	4893
0	0	0	0	21	23	11
0	0	268	2159	0	0	3606
236	148	37	809	112	156	474
9	49	0	0	3	26	109
0	0	0	0	53	91	22
0	0	0	385	198	3801	23
0	0	0	0	304	674	299
418	22	863	1353	—	1638	993
6007	1619	1176	—	3756	4199	429
0	0	0	0	29	52	42
34	0	0	0	21	71	102
0	0	0	0	295	1960	1480
0	0	0	0	1892	661	2314
—	0	0	0	227	1418	1630
—	—	—	—	—	—	0
—	—	—	—	763	2046	4335
0	0	0	0	0	16	0
—	0	0	0	0	26	52
0	0	0	0	0	0	32
—	—	—	—	—	6	234
0	0	0	0	0	0	0
—	—	—	—	23	51	129

Место наблюдения	Ча						
	23	24	1		3	4	5
Баренцево море							
Губа Дальне-Зеленецкая, глубина 3 м	276	41	277	—	168	734	40
Белое море							
Губа Каковиха, глубина 6 м .	6007	4611	3318	1164	259	0	0
Горло							
Около о. Сосновца, глубина 10 м	3980	1126	9	0	456	230	284
Кандалакшский залив							
Около дер. Кашкаранцы, глубина 6 м	469	4757	2218	1344	1934	131	241
Около мыса Турьего, глубина 6 м	949	1308	396	203	527	216	72
Около мыса Турьего, глубина 14 м	1272	193	286	99	1086	682	644
Около мыса Турьего, глубина 6 м	44	313	625	38	293	0	23
Губа Падан, глубина 10 м	0	14	594	62	586	1017	59
Губа Падан, глубина 20 м	29	0	194	95	141	14	8
Около мыса Педунова, глубина 5 м	6717	1374	5371	4961	4781	5975	9727
Около мыса Педунова, глубина 10 м	9280	11324	9284	4779	9935	12378	12239
Около горы Крестовой, глубина 5 м	57	63	182	69	236	47	8
Около горы Крестовой, глубина 25 м	122	64	89	34	28	9	6
Губа Шарапиха, глубина 6 м	314	97	302	342	136	244	51
Губа Шарапиха, глубина 20 м	7123	6198	9912	1503	4337	2599	0
Онежский залив							
Северный берег о. Анзерского, глубина 9 м	680	1636	2426	350	416	1476	463
20 миль к северо-востоку от о. Анзерского, глубина 170 м	3	4	31	2	13	225	2
Западная сторона о. Соловецкого, глубина 12 м	8286	16584	—	4170	336	936	970
Салма между островами Немецкий и Русский Кузова, глубина 8 м . . .	0	0	3	422	2601	158	24
С северо-западной стороны о. Б. Жужмуй, глубина 10 м . . .	214	142	265	181	100	0	0
О. Бережной, глубина 6 м . .	15	98	333	310	800	66	0
В 5 милях к юго-западу от мыса Чесменский, глубина 54 м . .	436	488	245	517	69	0	3
Около дер. Лямца, глубина 4 м	0	0	7014	9035	7000	239	0
Двинский залив							
В 10 милях к северу от мыса Яренгский Рог, глубина 46 м	103	39	67	472	1420	1287	1191

6	7	8	9	10	11	Всего
13	0	0	0	0	0	2992
0	0	0	0	0	0	20308
0	0	0	0	0	0	6140
0	0	0	0	0	0	17127
19	11	0	13	0	0	6405
390	72	37	0	0	0	4962
4	0	0	0	0	0	1506
0	0	0	0	0	0	6739
48	0	0	0	0	0	1806
6647	5807	1709	306	1386	2636	72085
8498	525	19	1778	291	3764	116112
0	0	0	0	0	0	1235
0	0	0	0	0	0	769
6	0	0	0	0	0	5227
201	3	0	0	0	0	36743
0	0	0	—	—	—	10722
32	41	52	2	1	—	208
20	0	0	—	—	—	37876
5	0	0	0	0	—	3229
0	0	0	0	0	0	980
0	0	0	0	0	0	1654
0	0	—	—	—	—	1993
0	0	0	—	—	—	23288
976	48	76	214	209	130	6482

В связи с этим представляется ошибочным утверждение Стефенсена (Stephensen, 1923), повторенное затем Руннштромом (Runnström, 1928), о том, что икрометание у *A. nugax* в арктической области происходит в июле—сентябре, а в бореоарктической — в мае—августе. Дело в том, что автор, видимо, имел в своем распоряжении лишь случайный материал летних сборов с больших глубин, где этот вид в условиях пониженных температур может размножаться в течение круглого года, но и это наблюдается, очевидно, далеко не всегда. В обширных коллекциях Зоологического института АН СССР, собранных в основном за период август—сентябрь в арктических и дальневосточных морях, размножающихся самок нам обнаружить не удалось.

Размеры размножающихся самок во время икрометания остаются более или менее постоянными, но количество откладываемых ими яиц к концу этого периода снижается более чем в два раза. Например, в 1951 г. эти изменения шли следующим образом:

	1 III	13 III	17 III	21 III	3 IV
Длина тела (мм) . . .	19	18.3	17.6	18.1	18.1
Количество зародышей на 1 самку	185	124	107	104	79

Таким образом, в течение всего месяца шло неуклонное падение плодовитости при почти неизменных размерах размножающихся самок.

Индивидуальная плодовитость меняется не только в разное время периода размножения, но и в разные годы. На рис. 37 показана изменчивость индивидуальной плодовитости *A. nugax* в губе Дальне-Зеленецкой в 1949—1951 гг. В 1949 г. длина тела размножающихся самок колебалась от 12.5 до 19.0 мм, а плодовитость — от 15 до 108, в среднем каждая самка откладывала 51 яйцо. В 1950 г. длина тела размножающихся самок была от 15.0 до 23.5 мм, а плодовитость — от 38 до 188, в среднем каждая самка откладывала 96 яиц. В 1951 г. длина тела размножающихся самок колебалась от 16.3 до 21.0 мм, а плодовитость — от 51 до 201, в среднем каждая самка вынашивала в этом году 105 зародышей. Это показывает, что в течение 3 лет непрерывно увеличивались минимальные размеры размножающихся самок и возрастала их плодовитость.

Рождение молоди происходит в открытом море, и с конца июня эта молодь вместе с неразмножавшимися особями начинает подходить к берегам. В июле значительное количество молоди можно обнаружить в устьевых частях губ на глубине 20—30 м, а в августе масса анониксов появляется у берегов и даже поднимается на литораль, но первое время в ловушку они обычно еще не идут. Массовое попадание в ловушку начинается лишь осенью.

Изменение размерного состава популяции *A. nugax* в разное время года позволяет определить скорость его роста и продолжительность жизни (табл. 19). Молодь, подходящая к берегам в июле, имеет длину тела от 2 до 4 мм и возраст, видимо, около 1 месяца. В марте—апреле основная масса этого поколения имеет размеры от 4 до 10 мм (1949 г.) или от 8 до 14 мм (1950 г.). После откладки яиц самками более старших возрастных групп эта молодь отходит от берегов и снова возвращается во второй половине лета, достигая к этому времени длины тела уже 14—16 мм. К февралю особи этого поколения вырастают до 16—24 мм, размножаются, затем отходят от берегов и больше уже не возвращаются, не встречались они нам и в открытом море. Таким образом, продолжительность жизни баренцевоморских особей в районе наших исследований не превышает 2 лет, а максимальные размеры особей к концу жизни достигают 24 мм. Половозрелость наступает в возрасте около полутора лет, и особи размножаются один раз в жизни.

Существенно изменяется жизненный цикл в Белом море. В сборах, произведенных на глубине 6 м около губы Гридиной в марте, оказались размножающиеся самки не только с ранними стадиями развития зародышей в выводковых сумках, но с вполне сформировавшейся молодью. Уже один этот факт приводит к мысли, что размножение здесь (откладка яиц, развитие их и рождение молоди) происходит в течение более растянутого периода, чем в Баренцевом море. Дальнейшие сборы позволили установить, что в Белом море (кроме Онежского залива) на глубинах

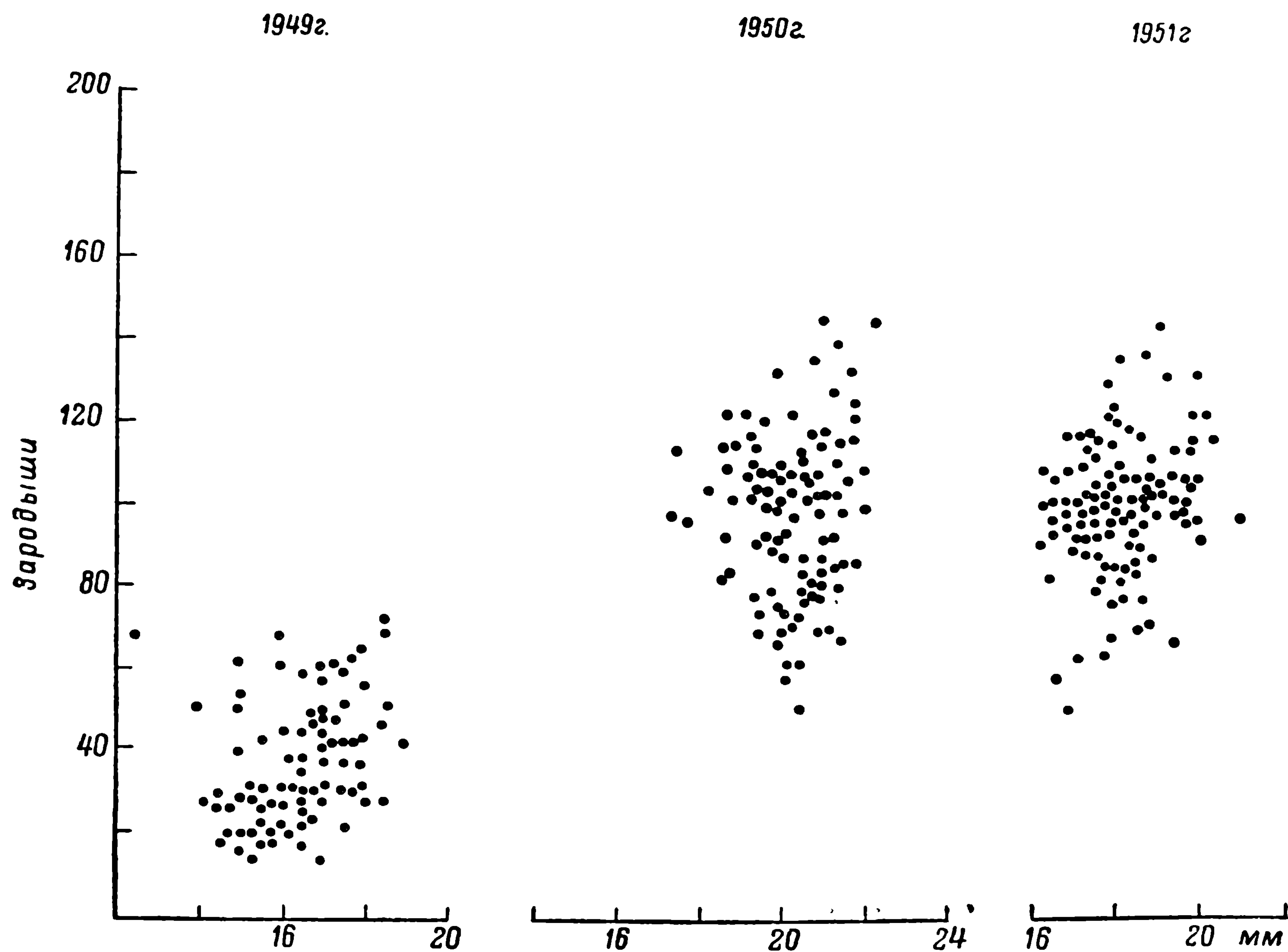


Рис. 37. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Anonyx nugax*, обитающих в губах Восточного Мурмана в разные зимы.

свыше 50 м размножение происходит практически в течение круглого года, но наиболее массовое рождение молоди имеет место в августе. Самок с зародышами мы находили с февраля по сентябрь.

Сезонные изменения размерного состава популяции в районе губы Гридино показывают, что скорость роста здесь по существу такая же, как в Баренцевом море:

Длина тела (мм)	24 III 1947	25 X 1947	26 VIII 1948	3 IX 1948	20 X 1948
20—22	4	5	0	0	0
18—20	5	18	0	0	0
16—18	2	34	0	0	0
14—16	4	17	0	1	39
12—14	0	22	0	6	45
10—12	135	45	0	3	11
8—10	538	343	0	5	6
6—8	278	360	0	7	132
4—6	34	151	897	928	554
2—4	0	5	73	13	207
До 2	0	0	30	37	6

Таблица 19

Размерный состав популяции в 1000 особей *Anonyx nugax* в губе Дальне-Зеленецкой

Длина тела (мм)	1948 г.			1949 г.				1950 г.						
	24 VII	2 X	9 XII	29 I	2 VIII	1 IV	24 X	10 II	16 II	19 III	18 IV	2 V	25 V	10 VI
22—24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0
20—22	0	0	0	0	0	0	0	52	22	140	56	0	0	0
18—20	0	0	0	1	1	3	0	102	120	211	12	0	0	0
16—18	0	0	0	78	15	28	10	25	23	76	0	0	0	6
14—16	0	18	76	174	90	41	20	4	0	57	29	0	16	13
12—14	0	83	134	16	40	31	10	0	0	151	150	80	244	320
10—12	59	180	15	9	22	124	80	4	21	316	445	488	503	512
8—10	7	30	51	225	224	390	730	181	336	41	290	418	234	149
6—8	0	42	368	443	472	365	150	621	445	0	5	14	3	0
4—6	0	545	339	53	131	17	0	11	23	0	0	0	0	0
2—4	934	102	17	1	5	1	0	0	8	0	0	0	0	0

К концу 1-го года жизни особи достигают длины тела 10—16 мм, а к моменту наступления половозрелости — 14—22 мм.

Размеры размножающихся самок в общем колебались от 11 до 46.5 мм, и каждая самка вынашивала от 15 до 950 зародышей (рис. 38). Впервые размножающиеся самки имеют длину тела от 11 до 22.5 мм, в среднем 17.0 мм. Каждая такая самка вынашивает от 15 до 78 зародышей, в среднем 43. Это свидетельствует о том, что плодовитость и размер тела впервые размножающихся беломорских самок меньше, чем таковые баренцевоморских. При одном и том же размере тела плодовитость беломорских самок (Бассейн и Кандалакшский залив, 1947, 1950—1952 гг.) обычно в 1.5—2 раза ниже, чем баренцевоморских:

Длина тела (мм) . . .	10 — 12	— 14	— 16	— 18	— 20	— 22	— 24
Баренцево море:							
1949 г.	—	60	36	41	46	—	—
1950 г.	—	—	77	80	93	98	100
1951 г.	—	—	—	114	125	110	—
Белое море	19	26	33	46	61	64	57

В Баренцевом море, как уже сказано, после первого же размножения все особи погибают, тогда как здесь значительная часть их сохраняется и размножается до 3—5 раз в течение жизни, т. е. живут они до 6 лет вместо 3 лет в Баренцевом море. К сожалению, в нашем распоряжении оказалось лишь незначительное количество (всего 14) самок, размножающихся не в первый раз:

Длина тела (мм)	28 — 30	— 32	— 34	— 36	— 38	— 40	— 42	— 44	— 46
Индивидуальная плодовитость	286	232	—	—	—	374	561	278	380

Длина тела самок колебалась от 30 до 46 мм, составляя в среднем 40.1 мм, каждая самка вынашивала от 30 до 950 зародышей, в среднем 345.

Нетрудно понять, что плодовитость этих более крупных самок значительно перекрывает недостаточную плодовитость впервые размножающихся самок и служит источником поддержания высокой численности вида. Кроме этого, мы уже говорили, что в Белом море период размножения практически продолжается круглый год, что, видимо, обеспечи-

вается наличием в этом водоеме низких температур в любое время года. Это также способствует увеличению численности.

Таким образом, высокая численность *A. nugax* в Белом море определяется отсутствием или малым количеством истребляющей его рыбы, способностью размножаться в течение круглого года и, наконец, высокой плодовитостью самок старших возрастных групп.

В кратких чертах биологические особенности состоят в следующем.

1. В Баренцевом и Белом морях *A. nugax* является одним из наиболее массовых представителей ракообразных, обитающим от нижнего отдела литорали до самых больших глубин. *A. nugax* совершает сезонные миграции: осенью и зимой он держится у берегов, а в конце зимы уходит в в открытое море.

В местообитаниях взрослых особей в Баренцевом море (с учетом их миграций) температура воды колеблется от —1 до +3°, а соленость не опускается ниже 33 ‰. Молодые особи могут выдерживать повышение температуры до 12—14° и снижение солености до 30 ‰.

В Белом море *A. nugax* живет при температуре от —1.4 до +12° и при солености 24—30 ‰; взрослые особи обычно живут при температуре от —1.4 до +5° и при солености не ниже 26 ‰.

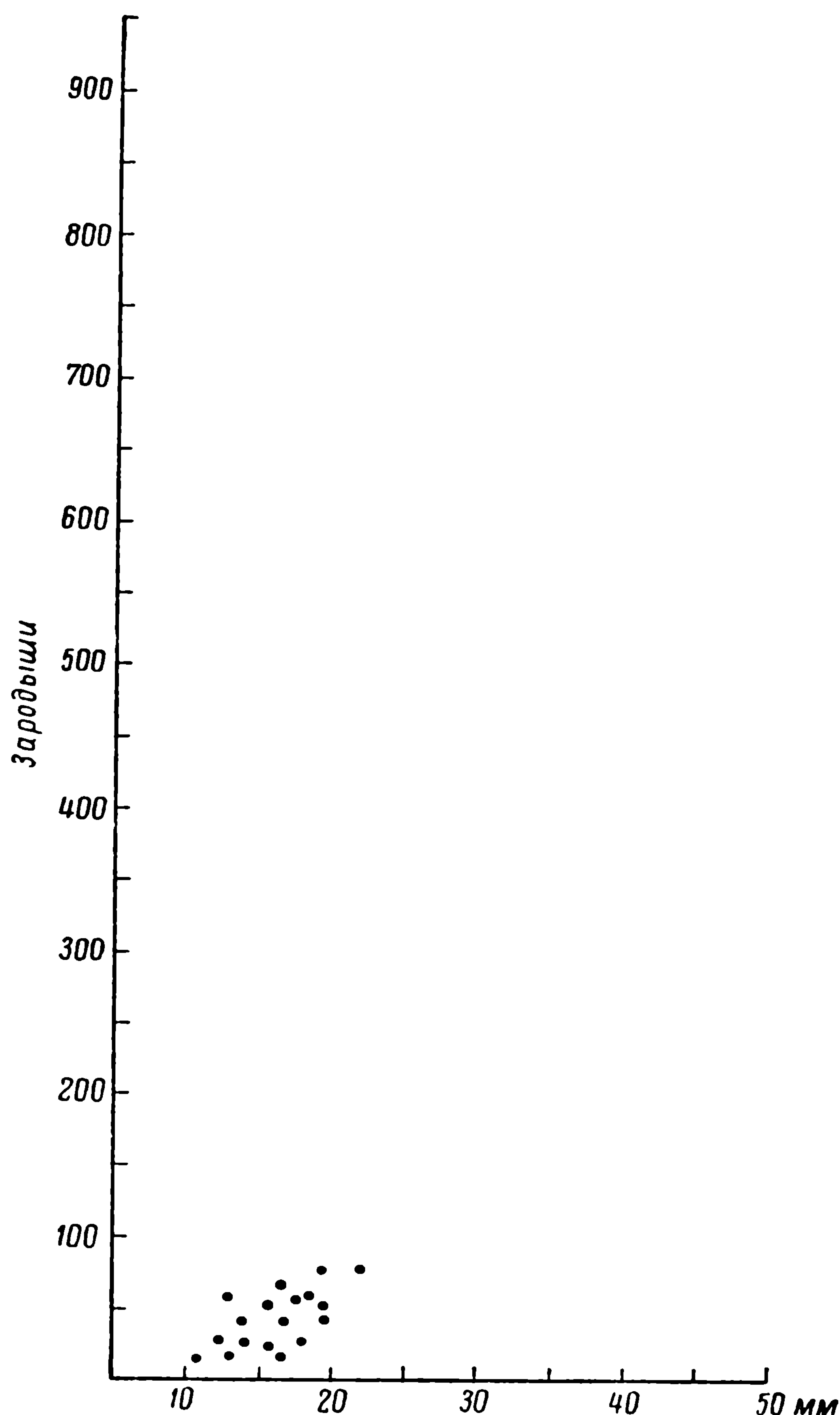


Рис. 38. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Anonyx nugax*, обитающих в Белом море.

2. У *A. nugax* установлены закономерные суточные и сезонные изменения активности, выражающиеся в различной интенсивности подхода к пище. Суточные изменения состоят в том, что наибольшее количество особей подходит к пище в ночные часы, а в дневные часы подхода к пище практически не бывает. Сезонные изменения активности состоят в том, что *A. nugax* нападает на приманку только с осени до конца зимы, а весной и летом на приманку не идет.

3. Продолжительность жизни особей в Баренцевом море составляет около 3 лет, а в Белом — 4—6 лет.

Половая зрелость в обоих морях наступает в возрасте около полутора лет. В Баренцевом море самки размножаются один раз в жизни и погибают, а в Белом море они могут размножаться до 4 раз в жизни. Самые крупные особи в Баренцевом море имеют длину тела 24 мм, а в Белом — 46 мм.

4. Откладывание яиц в Баренцевом море происходит в январе—апреле при температуре воды от —1 до +2°. Самки, отложившие яйца, отходят

от берегов и больше уже не возвращаются. Молодь, родившаяся в открытом море, подходит к берегам в июне.

В Белом море икрометание происходит круглый год при температуре воды от 1.4 до 3° и в течение круглого года может рождаться молодь, но массовое рождение молоди имеет место, видимо, в августе.

5. В Баренцевом море размножающиеся самки в разные годы имеют длину тела от 12.5 до 23.5 мм и вынашивают в среднем от 51 до 105 зародышей.

В Белом море самки, размножающиеся впервые, имеют длину тела от 11.0 до 22.0 мм и вынашивают в среднем 29 зародышей. Самки последующих возрастных групп достигают здесь длины 46 мм и вынашивают до 950 зародышей. При одних и тех же размерах тела беломорские самки вынашивают меньшее число зародышей, чем баренцевоморские.

Orchomenella minuta (Kröyer)

Большее или меньшее количество *O. minuta* часто примешивается к популяции *Anonyx nugax* и вместе с ним попадается в ловушки, составляя по числу особей обычно не более 10% общего улова. *Orchomenella minuta* живет в общем при тех же условиях, что и *Anonyx nugax*. Попадание этого вида в ловушку не носит столь закономерного характера, как это имеет место у аноникса, поэтому от представления соответствующих таблиц мы воздерживаемся.

Подобное же распределение этого вида можно наблюдать в Бассейне и в Кандалакшском заливе Белого моря; в южной части Онежского залива он практически отсутствует (рис. 39).

В Баренцевом море максимальное количество особей, добываемых за двухчасовую экспозицию ловушки, было в ноябре (3330 особей на глубине 4 м в губе Ярнышной на Восточном Мурмане).

На Восточном Мурмане откладка самками яиц начинается в конце декабря или в январе при температуре воды от 1 до 2°; последние размножающиеся самки исчезают обычно в марте (при температуре воды от —1 до +1°). Размеры размножающихся самок и их плодовитость могут сильно изменяться в разные годы. В феврале 1949 г. длина тела самок колебалась от 3.5 до 7.0 мм, а каждая самка вынашивала от 4 до 17 зародышей, в среднем 9, в 1950 г. размеры самок стали от 5.0 до 7.4 мм, соответственно этому возросла и плодовитость, которая колебалась от 8 до 49, составляя в среднем 22 зародыша (рис. 40). На популяцию в 1000 особей ежегодно рождается около 14 тыс. молоди.

В отличие от *A. nugax* развитие зародышей успешно идет в местах зимних скоплений, здесь же с февраля по март (при температуре воды от —1 до +1°) рождается молодь.

Изменение размерного состава популяции в 1000 особей в губе Дальне-Зеленецкой в разное время года (1949 г.) идет следующим образом:

Длина тела (мм)	До 2	—	— 6	— 8	— 10
29 I .	0	41	297	297	365
27 II	140	141	435	71	213
2 III	65	542	281	84	28
1 IV	22	62	263	625	28

Анализ показывает, что родившаяся молодь довольно быстро растет и уже к апрелю большинство особей достигает размеров 6—8 мм. В течение лета рост сильно замедляется, а к началу размножения, к январю будущего года, размер животных увеличивается в общем всего лишь на 2 мм.

Гибель материнской популяции происходит вслед за рождением молоди, таким образом, общая продолжительность жизни особей составляет не более 1 года.

В Белом море (губа Гридино) за время работ с сентября по апрель размножающиеся самки не встречены вовсе. Весьма возможно, что здесь

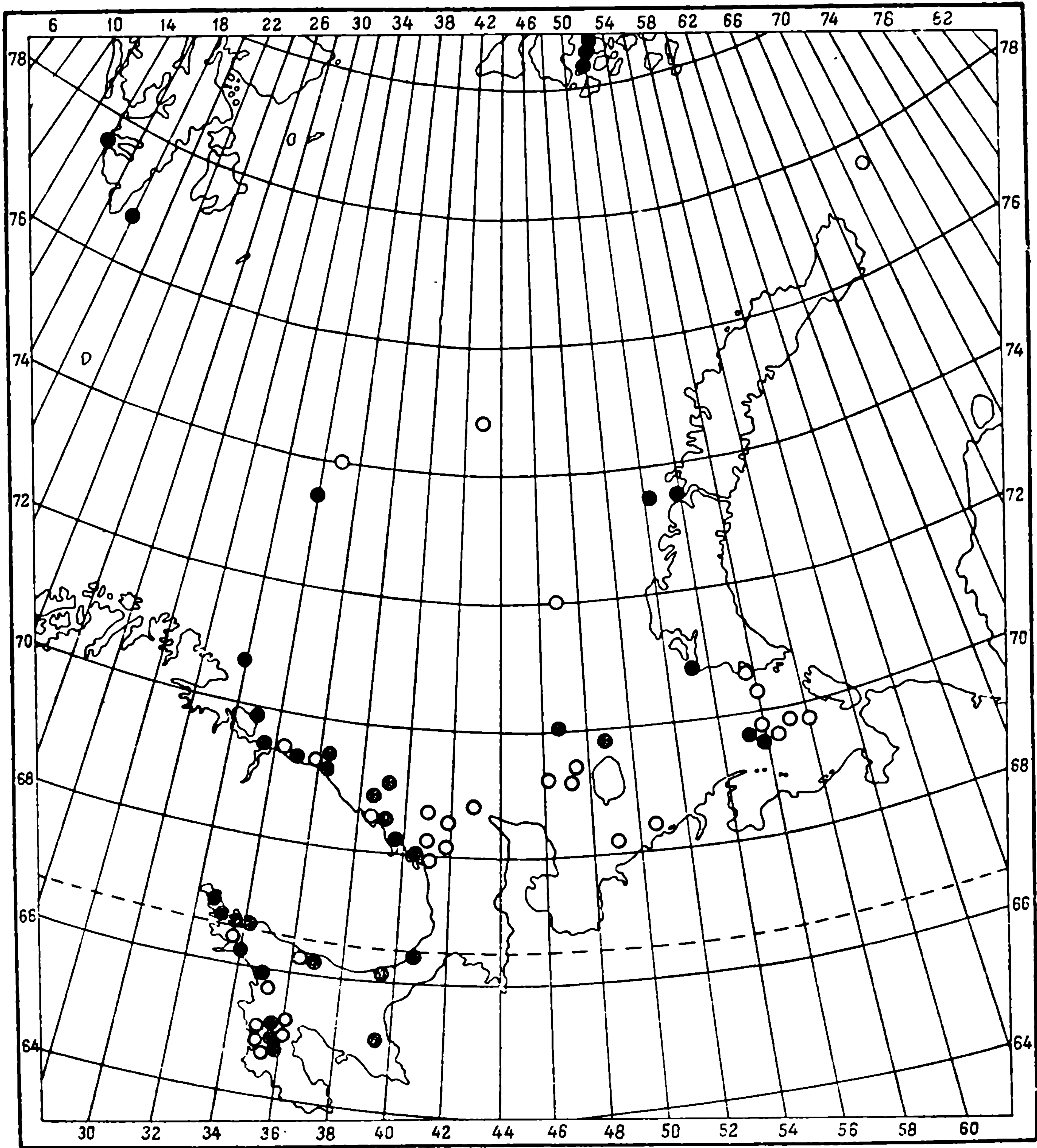


Рис. 39. Распространение *Orchomenella minuta* (*темные кружки*) и *O. pinguis* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях.

размножение протекает летом, когда животные в ловушку не попадают. Это предположение находит свое подтверждение и в характере сезонных изменений размерного состава популяции в 1000 особей:

Длина тела (мм)	— 3	— 4	— 5	— 6	— 7	— 8
26 X 1947	6	200	350	376	50	18
17 II 1948	4	72	119	396	273	136

В октябре популяция составлена в основном молодью, которая, судя по ее размерам, могла родиться не ранее 2—3 месяцев тому назад. Уже в феврале особи становятся значительно крупнее, т. е. вырастают больше,

чем за соответствующий период на Мурмане. Это значит, что два основных биологических процесса — процесс роста и размножения — в Белом и Баренцевом морях меняют свои места во времени: на Белом море летом идет размножение, а рост — зимой; на Баренцевом море размножение — зимой, а рост — летом.

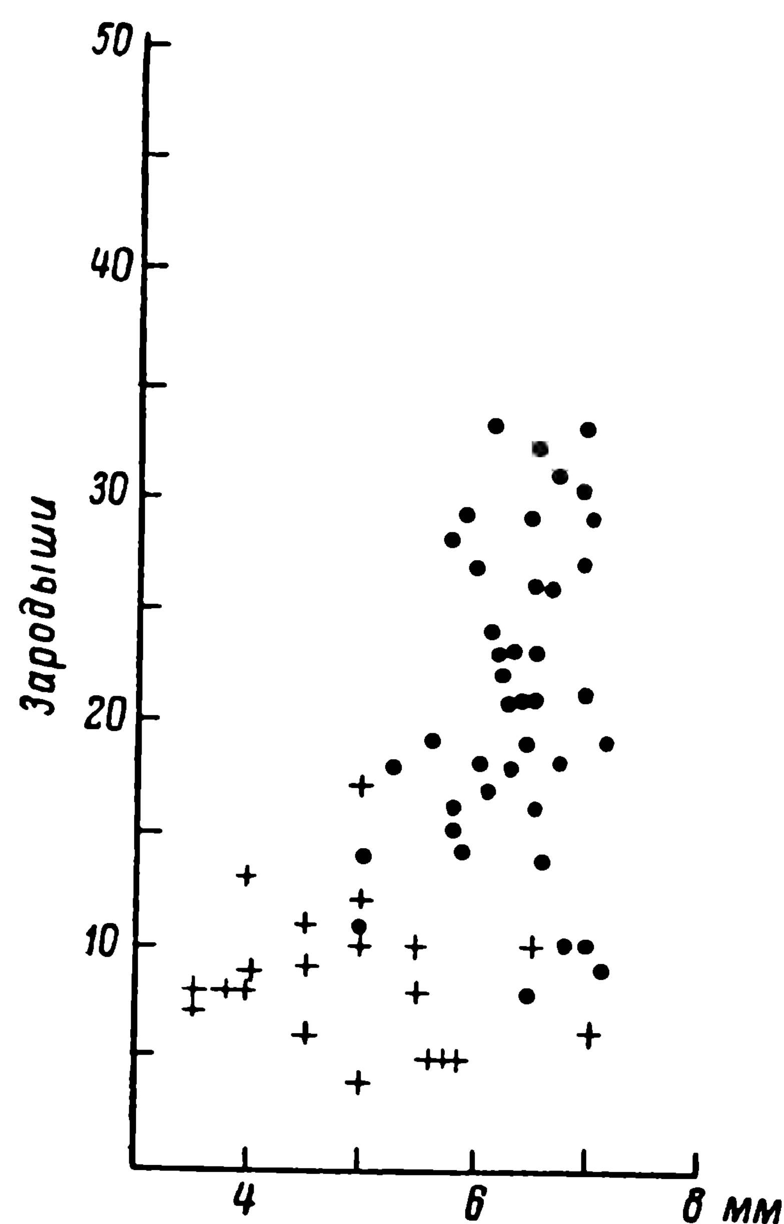


Рис. 40. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Orchomenella minuta*, обитающих в губах Восточного Мурмана зимой.

Крестики — самки в феврале 1949 г.; *точки* — самки в ? 1950 г.

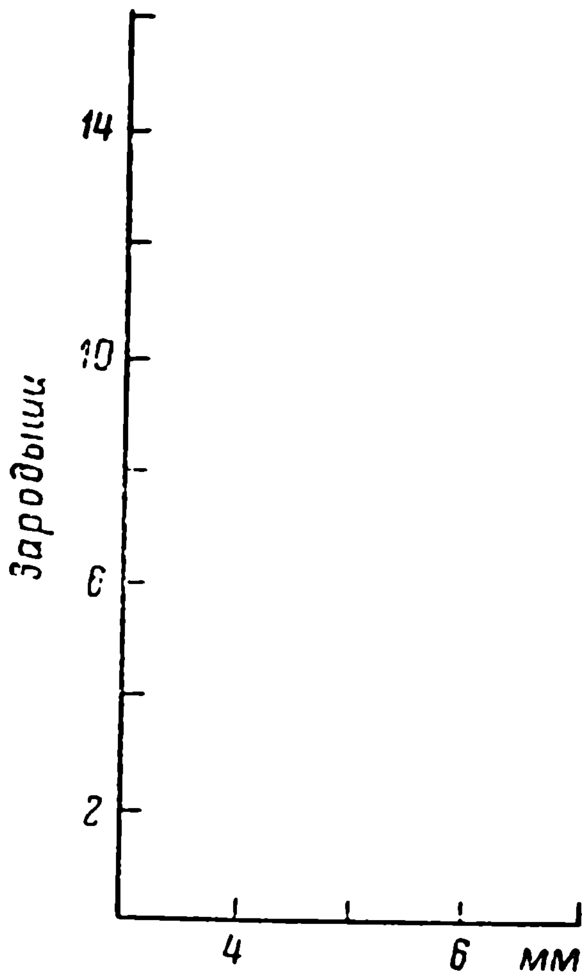


Рис. 41. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Orchomenella pinguis*, обитающих в губах Восточного Мурмана зимой.

Orchomenella pinguis (Boeck)

Подобно предшествующему виду *O. pinguis* в небольшом количестве примешивается к популяции *Anonyx nugax* на глубинах от 0 до 25—40 м, но встречается еще реже, и максимальный улов при двухчасовой экспозиции ловушки на Восточном Мурмане не превышал 232 особей, а в Белом море — 96.

На Мурмане *O. pinguis* размножается одновременно с *O. minuta*; так же, видимо, и на Белом море. Длина тела размножающихся самок колеблется от 4.0 до 6.5 мм, каждая самка вынашивала в 1949 г. от 7 до 16 зародышей, в среднем 11 (рис. 41).

Изменения размерного состава популяции в 1000 особей в разное время года (1949 г.) показывают, что в апреле основная масса молоди, уже сменившей к этому времени почти полностью особей материнской популяции, занимает размерную группу 2—4 мм:

Длина тела (мм)	До — 4	— 6	— 8	— 10
1 IV 1949	50	772	162	13	3
22 VII	101	68	115	712	4

В июле эта молодь в большинстве переходит в размерную группу 6—8 мм, т. е. достигает размеров взрослых особей. На этом рост останавливается и начинается, видимо, подготовка к размножению, которое и наступает в декабре или январе при температуре воды от —1 до +2°.

За время работ в Белом море с октября по апрель размножающиеся самки не встречались, а летом особи этого вида вообще добыты не были.

Размерный состав осенней популяции в 1000 особей, обитающих на глубине 6 м в районе губы Гридиной на Белом море, 25 X 1947 был следующий:

Длина тела (мм)	3—4	—5	—6	—7	—8	—9
Число особей	352	404	168	38	26	12

Он показывает, что в это время года преобладает молодь, родившаяся, видимо, истекшим летом, т. е. в отношении *O. pinguis* можно констатировать то же, что было сказано об *O. minuta*: в Баренцевом море рождение молоди происходит в конце зимы, а в течение лета она вырастает до размеров взрослых. В Белом море молодь рождается, видимо, в конце лета и растет в течение зимы.

Calliopius laeviusculus (Kröyer)

Наш материал позволяет согласиться с выводом тех авторов, которые ставят под сомнение существование другого вида этого рода *C. rathkei* (*Zaddach*). Наиболее существенным признаком, различающим эти два вида, служит форма заднего края 3-й эпимеры. Считается, что у *C. laeviusculus* нижний угол эпимеры более или менее тупой и не образует зубца, тогда как у *C. rathkei* нижний угол вытянут в острый зубчик. Кроме этого, оба вида отличаются размерами: *O. laeviusculus* имеет длину тела до 14 мм, а *C. rathkei* — не более 6 мм (Яшнов, 1948; Stephensen, 1927). Наш рис. 42 показывает форму заднего края эпимеры 3-го абдоминального сегмента у особей различных размеров: подобное изменение этого «систематического признака» носит вполне закономерный характер и охватывает всех особей популяции. Это может свидетельствовать о том, что *C. rathkei* (Zaddach) представляет собой не что иное, как молодь (точнее, летнее поколение) *C. laeviusculus* (Kröyer). При дальнейшем изложении мы увидим, что в популяции последнего происходят закономерные изменения размерного состава, выражающиеся в преобладании весной более крупных особей (до 16 мм длины), а летом — более мелких. Поэтому достаточно собрать материал в разное время года для того, чтобы выделить из него два «самостоятельных» вида. Лишь систематические наблюдения в каком-либо одном пункте могут быстро вскрыть эту ошибку.

В губе Дальне-Зеленецкой и в прилегающем к ней районе с сентября по апрель можно встретить единичных особей *C. laeviusculus* среди зарослей ламинарий и красных водорослей на глубинах до 10—12 м вдоль более или менее открытых берегов. В апреле или в мае животные подходят к самому берегу и держатся у линии отлива среди зарослей Cladophora, Polysiphonia, Chordaria и др., избегая затишных, кутовых участков губ. С этого времени начинается массовое размножение, продолжающееся до конца августа; в сентябре животные опускаются на дно и отходят от берегов. В период размножения масса особей населяет заросли перечисленных водорослей или держится в толще воды, образуя косяки очень высокой плотности: в 1 л воды бывает до 8 тыс. особей. Указание Шелленберга (Schellenberg, 1942) на то, что *C. laeviusculus* днем прячется в песке или в ракушнике и только в темное время суток поднимается в толщу воды, нашими наблюдениями не подтверждается: массовое количество особей этого вида держится в толще воды вдоль побережья Восточного Мурмана и некоторых участков Белого моря в любое время суток.

Подобные же скопления этого вида мы наблюдали у границы отлива в Воронке и Горле Белого моря, в северной части Онежского залива (острова Жижгин, Анзерский, Б. Жужмуй, Русский Кузов и др.).

В Баренцевом море *C. laeviusculus* обитает при температурных колебаниях от —1 до +12—15° и живет при солености не ниже 30 ‰. В Белом море колебания температуры в местообитаниях этого вида еще более широкие: от —1.4 до +16—20°; соленость здесь обычно колеблется в пределах 22—27 ‰. В упомянутой работе Шелленберга имеется указание на то, что в Балтийском море *C. laeviusculus* живет при солености 6 ‰.

В период жизни у нижней границы литорали громадное количество животных погибает при больших отливах, обнажаясь вместе с засе-



Рис. 42. Изменчивость формы заднего края эпимеры 3-го абдоминального сегмента у *Calliopius laeviusculus* при различной длине тела.

а — длина тела 4 мм; *б* — 8 мм; *в* — 10 мм.

ляемыми ими водорослями; особенно большая гибель наблюдается в теплые дни, когда животные за 1—2 часа нахождения на воздухе успевают высохнуть. Несмотря на это, численность вида не сокращается, что обусловлено крайне быстрым темпом размножения и довольно высокой плодовитостью.

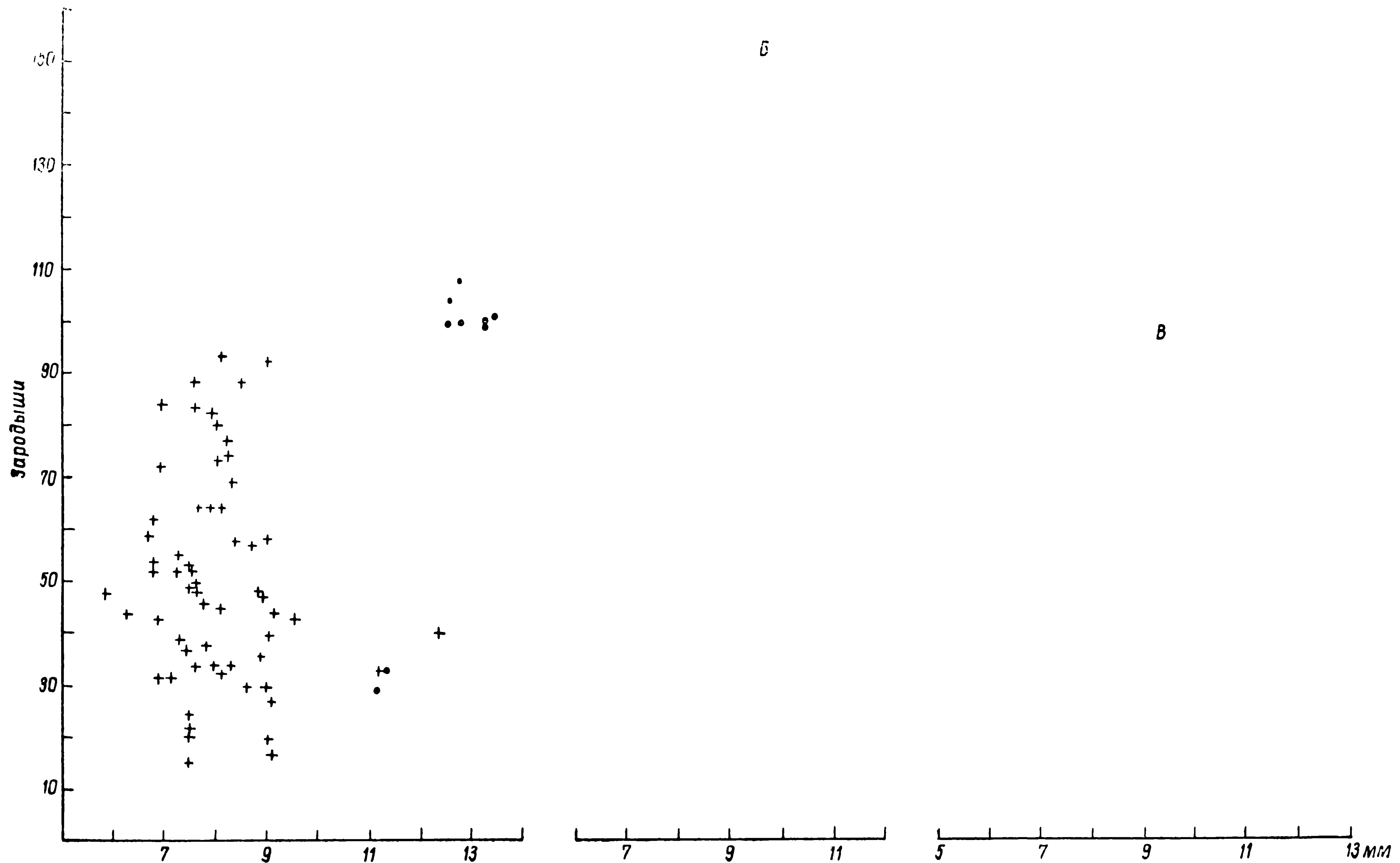
На полузакрытых берегах Восточного Мурмана самки, подходящие к границе отлива уже в первых числах мая при температуре воды 2—3°, почти все размножаются. В течение этого же месяца происходит рождение молоди. В последующие месяцы откладка яиц и рождение молоди наблюдаются непрерывно до конца августа или начала сентября, когда температура воды может достигать 13—15° Уже в июне к размножению приступают самки, родившиеся в мае, в дальнейшем размножаются родившиеся в июне и в первой половине июля. Особи, родившиеся после середины июля, приступают к размножению в основной своей массе обычно только весной будущего года, т. е. в возрасте около 9 месяцев.

Перезимовавшие самки, размножающиеся в мае, имеют длину тела от 10.5 до 13.6 мм и вынашивают от 28 до 152 зародышей, в среднем 104 (рис. 43). В конце мая или в начале июня происходит массовое рождение молоди, после чего почти вся материнская популяция погибает, лишь единичным самкам, видимо, удается сохраниться живыми и размножаться вторично (самки крупнее 11 мм из числа размножающихся в июле). В течение ближайшего месяца молодь достигает половозрелости и размножается, но в этом случае размеры половозрелых самок значительно усту-

---

Рис. 43. Изменчивость индивидуальной плодовитости различных поколений *Calliopius laeviusculus* в различных участках Восточного Мурмана и Белого моря.

А — полузакрытые берега Восточного Мурмана: *точки* — перезимовавшее поколение в мае; весеннее поколение в июле — *крестики*. *Б* — открытые берега Восточного Мурмана: весеннее поколение в июле. *В* — открытые берега Воронки и Горла Белого моря: весеннее поколение в июле.



А
Б
В
Зародыши
150
130
110
90
70
50
30
10
7
9
11
13
7
9
11
5
7
9
11
13 мм

пают размерам перезимовавших: длина тела самок (весеннего поколения), размножающихся в июле, колеблется от 5.9 до 9.5 мм, а плодовитость — от 15 до 92, в среднем каждая самка вынашивает в это время 48 зародышей. Таким образом, плодовитость весеннего поколения более чем в два раза ниже плодовитости перезимовавшего поколения. Имеем ли мы здесь дело с падением биологической активности организма? Средний размер перезимовавших самок 12.2 мм, а самок весеннего поколения — 7.9 мм. Пользуясь графиком на рис. 44, определяем, что вес

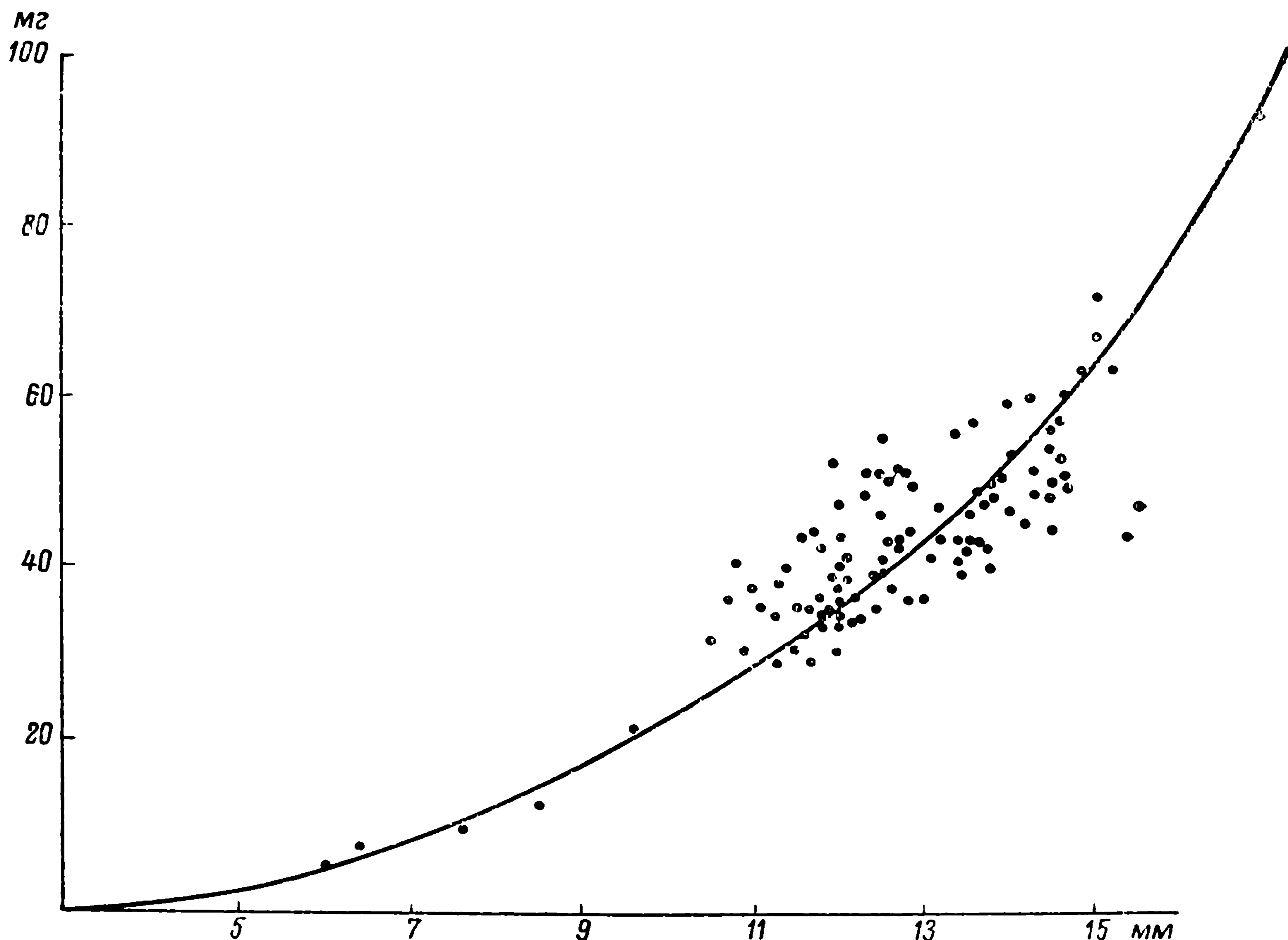


Рис. 44. Длина тела и живой вес *Calliopius laeviusculus.*

одной самки в первом случае составляет около 42 мг, а во втором — 12 мг. Отсюда следует, что на 1 г живого веса перезимовавших самок образуется 2476 зародышей, а самок весеннего поколения — 4000. Следовательно, весеннее поколение обладает значительно большей способностью к размножению, чем зимующее.

Средняя температура воды за период жизни зимующего поколения (с сентября по апрель) равна 2.5°, а средняя температура, при которой живет и достигает половозрелости весеннее поколение, 6.2° Совершенно очевидно, что повышение температуры окружающей среды способствует более раннему наступлению половозрелости, повышению напряженности процесса размножения и снижению размеров размножающихся особей. Однако имеются существенные возражения против признания за температурой роли единственного определяющего фактора. Дело в том, что особи, родившиеся в августе (в небольшом количестве и в сентябре), живут при еще более высоких температурах, но половозрелости достигают только к весне будущего года. Весьма возможно, что скороспелость весеннего поколения определяется не только условиями, в которых оно живет само, но и условиями жизни материнского поколения. Отметим,

что рост материнского поколения протекал при сравнительно низких зимних температурах, созревание половых продуктов происходило также при низких температурах, лишь родившаяся молодь росла и развивалась в период интенсивного прогревания. Подобное различие в условиях жизни двух поколений могло послужить и причиной рождения ими молоди с различными биологическими свойствами.

Летние сборы на открытых берегах Восточного Мурмана показали, что в это время года (июль) основная масса размножающихся самок представлена также весенним поколением, но одновременно с этим среди них имеется около 6% самок зимовавшего поколения, размножающихся вторично. Самки весеннего поколения имеют здесь длину тела от 6.0 до 8.5 мм и вынашивают от 16 до 77 зародышей, в среднем 59 (рис. 43). Размер зимовавших и размножающихся вторично самок колеблется от 10.8 до 11.6 мм, а плодовитость — от 115 до 136, составляя в среднем 125.

Далее на восток, вдоль открытых берегов Воронки Белого моря, цикл размножения остается таким же, как в Баренцевом море. Самки, размножающиеся в июле, имеют длину тела от 5.5 до 12.6 мм, возможно, что среди них присутствуют вторично размножающиеся самки зимовавшего поколения (рис. 43; особи от 10 мм и крупнее). Каждая самка вынашивает здесь от 11 до 78 зародышей, в среднем 38, т. е. плодовитость значительно меньше, чем на Мурмане.

Как уже сказано, южнее Горла Белого моря массовые поселения этого вида мы находили лишь вдоль берегов многочисленных островов северной части Онежского залива. Размножение здесь заканчивается раньше, чем на Мурмане и в Воронке: уже в конце июля нам удалось застать лишь единичных размножающихся самок. Эти самки имели размер от 10.6 до 11.6 мм, а плодовитость — от 79 до 97, в среднем 86.

По сведениям Ауривиллиуса (Aurivillius, 1898), в Скагерраке самки с отложенными яйцами встречаются зимой и весной; возможно, что и там имеется два поколения особей.

Сравнение индивидуальной и относительной плодовитости самок различных поколений, населяющих различные участки Восточного Мурмана и Белого моря (табл. 20), показывает, что относительная плодовитость самок зимовавшего поколения ниже, чем у самок весеннего поколения; индивидуальная плодовитость при одних и тех же размерах тела выше всего на полузакрытых берегах Восточного Мурмана и ниже — в Воронке

Таблица 20

Сравнение плодовитости (индивидуальной/относительной) *Calliopius laeviusculus* различных поколений и популяций Баренцева и Белого морей в зарослях водорослей у границы отлива 1950 г.

Длина тела (мм)	Средний вес (мг)	Восточный Мурман			Белое море, открытые берега Воронки, VII
		полуоткрытые берега		открытые берега, VII	
		V	VII		
13—14	54	102/1889	— —	— —	— —
12—13	45	116/2578	38/856	— —	28/622
11—12	34	82/2412	30/882	126/3707	58/1706
10—11	25	92/3680	— —	125/5000	61/2440
9—10	18	— —	44/2489	— —	45/2500
8—9	12	— —	58/4833	42/3500	39/3250
7—8	9	— —	48/5333	41/4556	26/2889
6—7	7	— —	51/7286	37/5286	30/4286
5—6	5	— —	47/9400	17/3400	39/7800

Белого моря. Иными словами, количество зародышей, продуцируемых на единицу веса животного, находится в прямой зависимости от степени летнего прогревания. Хорошо известно, что в губах Восточного Мурмана летнее прогревание более сильное, чем вдоль открытых берегов Воронки Белого моря. Таким образом, как сравнение относительной плодовитости самок зимовавшего и весеннего поколений, так и сравнение региональных различий в плодовитости самок весеннего поколения согласно свидетельствуют о том, что усиление степени летнего прогревания и вообще возрастание количества тепла, которое получает организм, приводит к ускорению полового созревания, к уменьшению размеров тела размножающихся самок и к увеличению относительной плодовитости.

На Мурмане популяция в 1000 зимовавших особей дает около 30 тыс. экземпляров молоди, в результате размножения которой рождается еще около 300 тыс. В соответствии с характером размножения находятся и сезонные изменения размерного состава популяции (табл. 21).

Таблица 21

Сезонные изменения размерного состава популяции *Calliopius laeviusculus*, 1950 г.

Длина тела (мм)	2 V	3 VI	26 VII	29 VIII
16—18	♂ 0 + ♀ 0	♂ 37 + ♀ 0	♂ 0 + ♀ 0	♂ 0 + ♀ 0
14—16	161 + 0	251 + 83	0 + 0	0 + 0
12—14	326 + 161 143	167 + 170 170	0 + 0	0 + 0
10—12	202 + 122 122	0 + 164 164	0 + 0	29 + 0
8—10	14 + 0	0 + 40	100 + 200 200	88 + 147 123
6—8	0 + 0	43 + 45	175 + 175 175	59 + 176 153
4—6	14 + 0	0 + 0	120 + 130 130	147 + 207
2—4	0 + 0	0 + 0	100?	147 + 0
Всего	717 + 283 265	498 + 502 334	395 + 505 505	325 + 530 281

Примечание. В знаменателе — самки с зародышами.

Как видно, размеры особей на Восточном Мурмане значительно крупнее, чем это указывается для других районов. Длина тела наиболее крупных самцов достигает 18 мм, а самок — 16 мм, в то время как, например, В. А. Яшнов (1948) определяет длину тела самок не более 12 мм, а самцов — 14 мм. Сведения эти заимствованы им у Сарса (Sars, 1895), Стефенсена (Stephensen, 1927) и др. Е. Ф. Гурьянова (1951) определяет длину тела в 16 мм. Все это не дает нам возможности судить о действительных размерах особей в различных частях ареала.

Перезимовавшее поколение заканчивает свое существование к июню, когда обычно происходит полная замена всей популяции молодью текущего года рождения, размножающейся в возрасте около одного месяца и при значительно более мелких размерах. Размеры наиболее крупных особей в это время года (июль—август) не превышают 10—12 мм, а мак-

симальное количество их располагается в размерных группах от 4 до 10 мм. С сентября до конца апреля, т. е. за период жизни в зарослях ламинарий и ниже, наибольшее количество особей из размерных групп от 4 до 10 мм переходит в размерные группы от 10 до 16 мм. Возможно, что некоторое количество самок, размножающихся в августе, доживает до весны и размножается вторично. Основная же масса особей, размножающихся весной, является поколением, родившимся уже после ухода всей популяции от границы отлива в заросли ламинарий.

Зимой 1951/52 г. произошли серьезные изменения в жизненном цикле *C. laeviusculus*. Осеннее поколение 1951 г., вместо того, чтобы, как обычно, приступать к размножению весной 1952 г., достигло половой зрелости и приступило к размножению в январе при температуре воды от —0.2 до +1°. В сборах 29 I в обычных летних местообитаниях этого вида (в предшествующие годы в это время он здесь не встречался) размножалась половина всех самок популяции. Длина тела размножающихся самок колебалась от 8.8 до 11.7 мм, каждая самка вынашивала от 39 до 72 зародышей, в среднем 55. По размерам тела и по величине плодовитости эти самки занимали среднее положение между весенним и осенним поколениями в обычный период их размножения. Уже в феврале вся популяция опустилась на глубины, и осталось неизвестным, в какой мере успешным оказалось для нее это размножение в необычное время и при необычно низких температурах.

В заключение даем размерный состав популяций у границы отлива на некоторых участках Восточного Мурмана и Белого моря (1950 г.):

Длина тела (мм)	— 4	— 6	— 8	— 10	— 12	— 14
Открытые берега						
Восточный Мурман						
16 VIII	189	424	255	123	9	0
Литораль, ванна в скале, 16 VIII	365	353	275	7	0	0
Белое море						
Воронка, 18 VIII	0	528	404	68	0	0
Горло, 19 VII . . .	649	351	0	0	0	0
Онежский залив, северная часть, 21 IX	516	334	144	6	0	0
Полузакрытые берега						
Онежский залив:						
северная часть, 30 VI . . .	232	611	112	13	26	6
северо-западная часть, 11 IX	275	595	130	0	0	0

Основные биологические свойства *C. laeviusculus* состоят в следующем.

1. В течение весны и лета *C. laeviusculus* живет в толще воды и среди водорослей у границы отлива вдоль открытых и полуоткрытых берегов Восточного Мурмана, Воронки и Горла Белого моря, а также около островов северной части Онежского залива. Зимой этот вид опускается на дно и живет на глубине 10—12 м.

В Баренцевом море *C. laeviusculus* живет при температуре от —1 до 12—15° и при солености не ниже 30‰, а в Белом море — при температуре от —1.4 до 18—20° и при солености 22—27 ‰.

2. Половая зрелость наступает в возрасте от 2 недель до 9 месяцев, а продолжительность жизни составляет от одного месяца до одного года. Икрометание начинается обычно в мае при температуре воды 2—3°, из отложенной икры через 2—3 недели выходит молодь, которая достигает половой зрелости и размножается в течение ближайшего месяца. Вновь родившаяся молодь так же быстро достигает половой зрелости и размножается. Молодь, родившаяся в августе—сентябре, достигает половой зре-

лости только к маю будущего года. Каждая самка, как правило, размножается один раз и погибает, лишь единичные особи зимовавшего поколения могут размножаться дважды.

3. Особи зимовавшего поколения достигают размеров 16—18 мм, а особи, родившиеся весной и в первой половине лета, — не более 10 мм.

4. В Баренцевом море самки зимовавшего поколения имеют длину тела от 11.1 до 13.6 мм и вынашивают в среднем 104 зародыша каждая. Самки весеннего поколения размножаются при длине тела от 5.9 до 9.5 мм и вынашивают в среднем только 48 зародышей.

Вторично размножающиеся самки зимовавшего поколения могут составлять до 6% от общего количества размножающихся летом самок. Длина их тела колеблется от 10.8 до 11.6 мм, каждая самка в среднем вынашивает 125 зародышей.

В Белом море (южнее Горла) самки, размножающиеся летом, имеют длину от 10.6 до 11.6 мм и вынашивают в среднем 86 зародышей.

Популяция в 1000 зимовавших особей на Восточном Мурмане в течение лета дает потомство около 300 тыс. особей.

Epimeria loricata G. O. Sars

По характеру своего распределения в Баренцевом море *E. loricata* представляется типичной западной, сравнительно глубоководной формой: в центральной части моря она не идет севернее 75° и восточнее 34-го меридиана; лишь вдоль побережья Кольского полуострова ее поселения узкой полосой вытягиваются до 41-го меридиана (рис. 36). Следует заметить, что в этом районе она не встречается ближе, чем на 20-мильном расстоянии от берега. В монографии Е. Ф. Гурьяновой (1951) указывается, что в Норвежском море этот вид опускается до глубины 1400 м. В коллекциях Зоологического института АН СССР имеется небольшое число особей из крайних северных и северо-восточных частей Баренцева моря и прилегающих к ним районов Полярного Бассейна, Карского и Гренландского морей с глубинами до 400—500 м. Далее мы рассмотрим некоторые биологические свойства лишь трех популяций *E. loricata*: популяции центральной части Баренцева моря, популяции западной части прибрежного района (к западу от о. Кильдин) и популяции восточной части прибрежного района.

Наши собственные сборы весьма ограничены и представлены только особями популяции восточной части прибрежного района в количестве 151, в том числе было 60 размножающихся самок. Описания биологических свойств особей других популяций основано на изучении коллекций Зоологического института АН СССР (сборы Н. М. Книповича и Г. П. Горбунова).

Популяция центральной части Баренцева моря является, по-видимому, прямым продолжением популяции Норвежского моря, представляя собой ее восточный край. Эта популяция в Баренцевом море располагается на глубинах 350—380 м между 72 и 75° с. ш., доходя на востоке до 34-го меридиана. Температура воды здесь, как правило, не опускается ниже 1.1° и не поднимается выше 2.5—3.0° Лишь в отдельных случаях может наступать охлаждение до 0.1° Соленость никогда ниже 34‰ не бывает, а количество растворенного в воде кислорода колеблется около 85—90% насыщения.

Популяция западной части прибрежного района служит южным краем популяции центральной части Баренцева моря. Она располагается в полосе от 20 до 100 миль от берега к западу от о. Кильдин. Для этого района характерно несколько более сильное летнее прогревание: в августе тем-

пература воды у дна может достигать 3.4—4.0° Вся популяция занимает глубины около 250 м.

Популяция восточной части прибрежного района представляет собой группу особей, занимающих самую краевую, юго-восточную часть ареала *E. loricata*. Эта популяция занимает глубины от 187 до 210 м, температура воды у дна здесь в июле—августе была от 0.85 до 3.40°, а в феврале — от 0.40 до 3.20° Соленость колебалась лишь от 34.4 до 34.5$^0/_{00}$, а содержание растворенного в воде кислорода — от 91 до 95% насыщения.

Откладывание самками яиц начинается в декабре и продолжается до февраля включительно:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+
Сегментированные зародыши .	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Вполне сформировавшаяся молодь	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—

У самок, отложивших яйца в начале этого периода, зародыши уже достигают стадии вполне сформировавшейся молоди. Рождение этой молоди происходит, очевидно, не ранее второй половины мая. После рождения молоди часть самок снова откладывает яйца, развитие которых завершается к концу августа. Одновременно с этим достигает половой зрелости значительная группа еще не размножавшихся самок, которые так же откладывают яйца, заканчивающие свое развитие в августе. На этом цикл размножения, по-видимому, заканчивается.

Таким образом, у *E. loricata* намечается два поколения. Первое поколение выходит из яиц, созревших осенью и развившихся в течение зимы. Рождение этого поколения происходит в конце мая—начале июня. Второе поколение выходит из яиц, созревших в течение весны и лета. Рождение и развитие этого поколения происходят летом. В дальнейшем биологическая самостоятельность этих двух поколений, очевидно, сохраняется: родившиеся летом размножаются только следующим летом, т. е. в возрасте около 10 месяцев, а родившиеся весной — в течение ближайшей зимы, т. е. в возрасте около 7 месяцев. Продолжительность жизни особей летнего поколения не более 12—13 месяцев, а весеннего (учитывая то обстоятельство, что некоторое количество самок размножается дважды в жизни) — 15—16 месяцев.

Различия в условиях существования особей выделенных нами трех популяций, как это было уже показано, весьма незначительны; в соответствии с этим незначительны и их биологические различия. Длина тела размножающихся самок в популяции центральной части Баренцева моря колеблется от 21.5 до 31.1 мм (в среднем 25.8 мм), а плодовитость — от 3 до 23, в среднем 13 зародышей на каждую самку (рис. 45).

Размножающиеся самки популяции в западной части прибрежного района имеют длину тела от 20.3 до 30.2 мм (в среднем 24.1 мм) и плодовитость — от 4 до 23, в среднем 11 зародышей на каждую самку.

В популяции восточной части прибрежного района длина тела размножающихся самок колеблется от 20.0 до 29.5 мм (в среднем 23.7 мм), а каждая самка вынашивает от 3 до 32 зародышей, в среднем 16.

Только что приведенный материал свидетельствует о наличии действительно небольших биологических различий между особями выделенных нами популяций. Сущность этих различий сводится к тому, что в центральной части Баренцева моря особи быстрее растут, но оказываются менее плодовитыми по сравнению с особями из популяции у восточной части прибрежного района, которые растут медленнее, но более плодовиты.

Для того чтобы убедиться в правильности нашего вывода, сравним размерный состав популяции *E. loricata* в различных частях Баренцева моря (рис. 46). Здесь хорошо видно, что самые мелкие, а в равной мере и самые крупные особи (т. е. в данном случае самые молодые и самые старшие) крупнее всего в популяции, населяющей центральную часть Баренцева моря, и мельче всего в восточной части прибрежного района.

Плотность поселений наименьшая на востоке прибрежного района, здесь за одно траление в местообитаниях *E. loricata* добывалось в среднем лишь 8 особей, тогда как в центральной части Баренцева моря каждый трал приносил до 30—40 особей.

Среди просмотренных нами особей, добытых в августе—сентябре в крайней северной части Баренцева моря на глубине 460 м, оказалось 4 самки с зародышами. Длина тела этих самок колебалась от 27.0 до 31.2 мм (в среднем 28.9 мм), а плодовитость — от 9 до 23, составляя в среднем 15. Таким образом, можно предполагать, что особи северной популяции достигают половой зрелости при наиболее крупных размерах тела, но соответствующим увеличением плодовитости это не сопровождается. Весьма возможно, что увеличение размеров тела размножающихся особей в данном случае обсуловлено не ускорением роста, а замедлением полового созревания, наступающего здесь в сравнительно более позднем возрасте.

Материал по этому виду недостаточен, и некоторые черты его биологии остаются невыясненными. В частности, остались совершенно неизвестными биологические различия между особями весеннего и летнего поколений; существенный интерес представляет собой и изучение биологии *E. loricata* в Норвежском море.

В Белом море *E. loricata* не обнаружена.

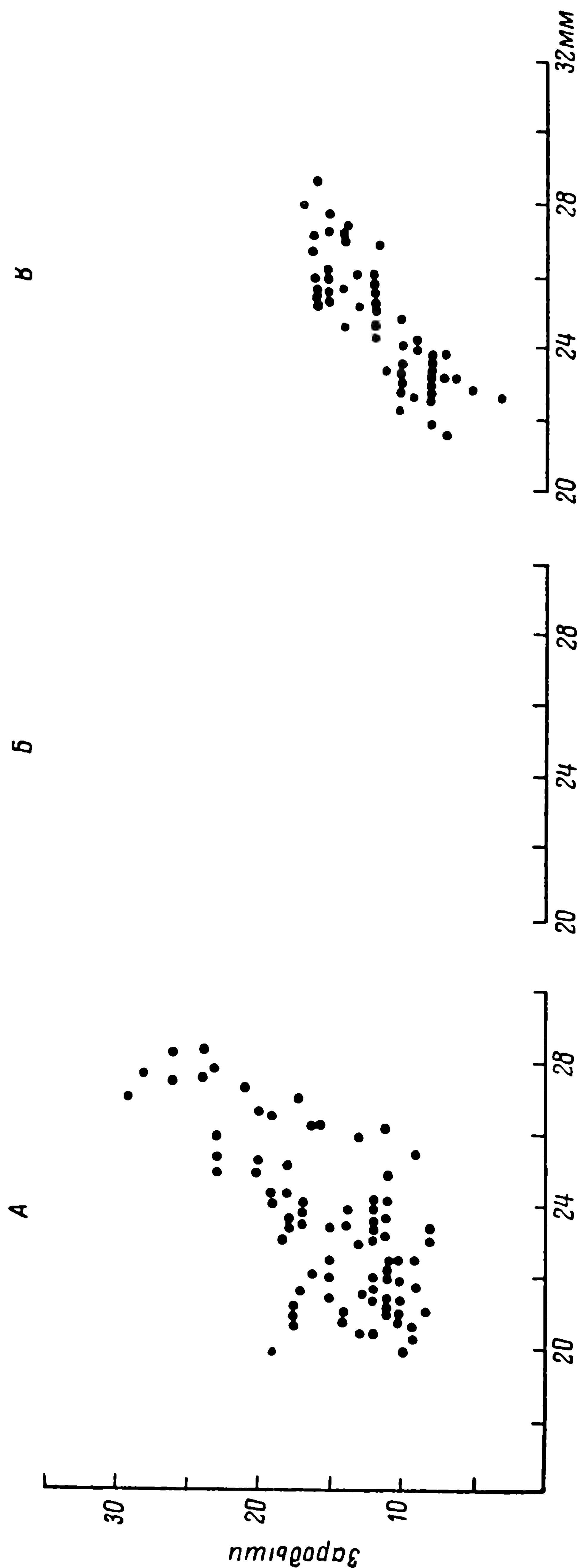


Рис. 45. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Epimeria loricata*, обитающих в различных частях Баренцева моря.

А — восточная часть прибрежного района, глубина 187—210 м; *Б* — западная часть прибрежного района, глубина 255 м; *В* — центральный район, глубина 350—380 м.

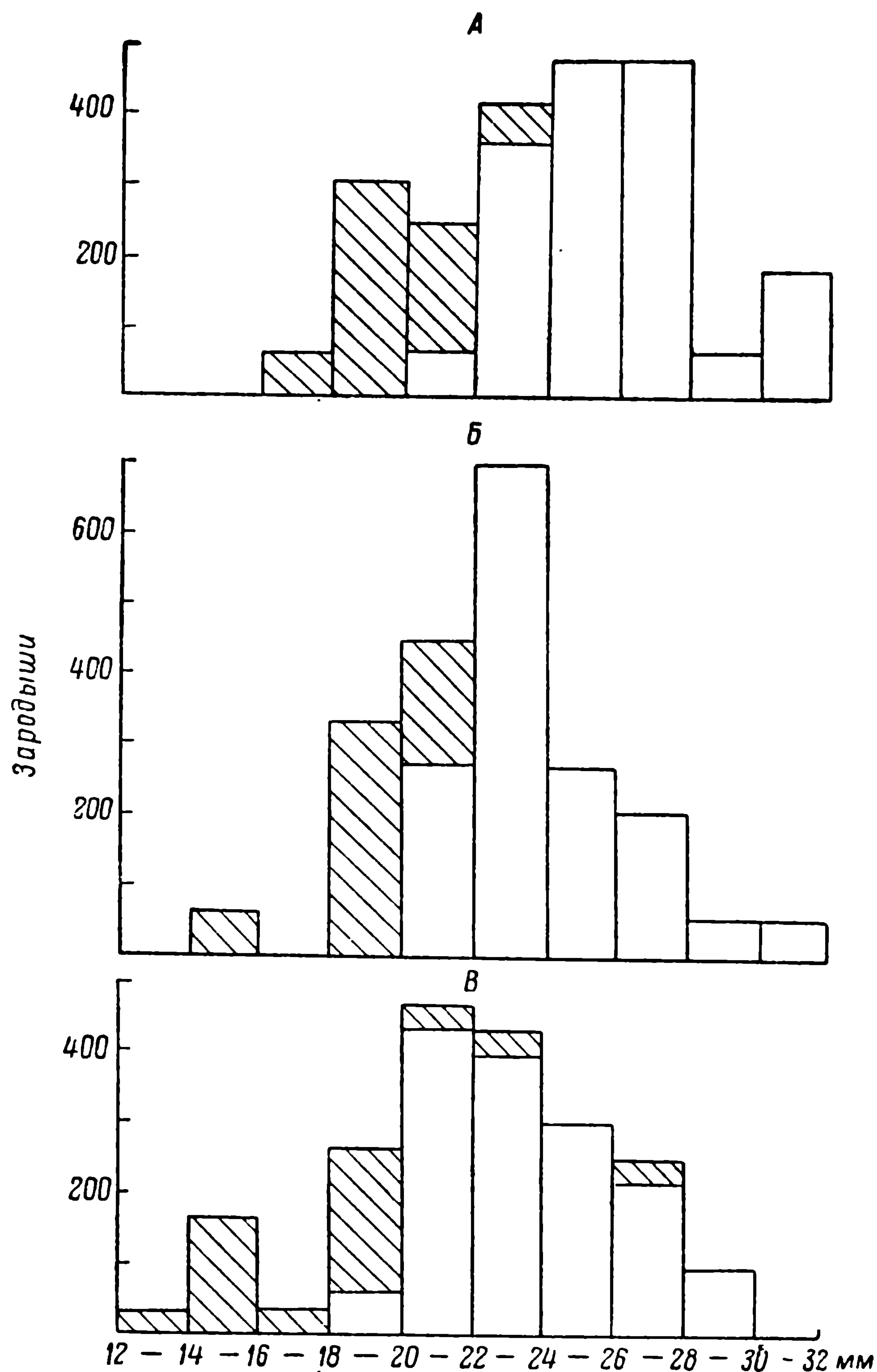


Рис. 46. Размерный состав августовской популяции *Epimeria loricata* в различных частях Баренцева моря.

А — центральный район; Б — западная, В — восточная части прибрежного района. *Заштрихованные столбики* — самцы и неполовозрелые особи; *светлые столбики* — самки с зародышам

Rhachotropis aculeata (Lepechin)

В Баренцевом море этот вид распространен довольно широко, но предпочитает юго-восточные и самые северные районы (рис. 47). В губах и в непосредственной близости к берегам не встречается. Учитывая характер распределения, мы можем выделить следующие популяции *Rh. aculeata*.

Западная популяция занимает район на юге от 26-го до 39-го меридиана и постепенно суживающейся полосой поднимается до 75° с. ш. Во всем этом районе в местообитаниях *Rh. aculeata* глубина колеблется от 136 до 365 м, причем на западе глубины бóльшие, чем на востоке. Температура воды с июня по август чаще всего не бывает ниже 2.0°, хотя в некоторых случаях опускается в это время до 0.71 и даже до 0.10°. С декабря по февраль здесь была отмечена температура от 1.8 до 3.8° Вообще температурные колебания в этом районе весьма незначительны и никогда не выходят

за пределы положительных. Соленость во всех случаях не опускается ниже $34^{0}/_{00}$, а содержание растворенного в воде кислорода — ниже 85%.

Восточная популяция заселяет преимущественно юго-восточный угол Баренцева моря, располагаясь на глубине 75—92 м, т. е. по сравнению с западной популяцией она поднимается в значительно более высокие

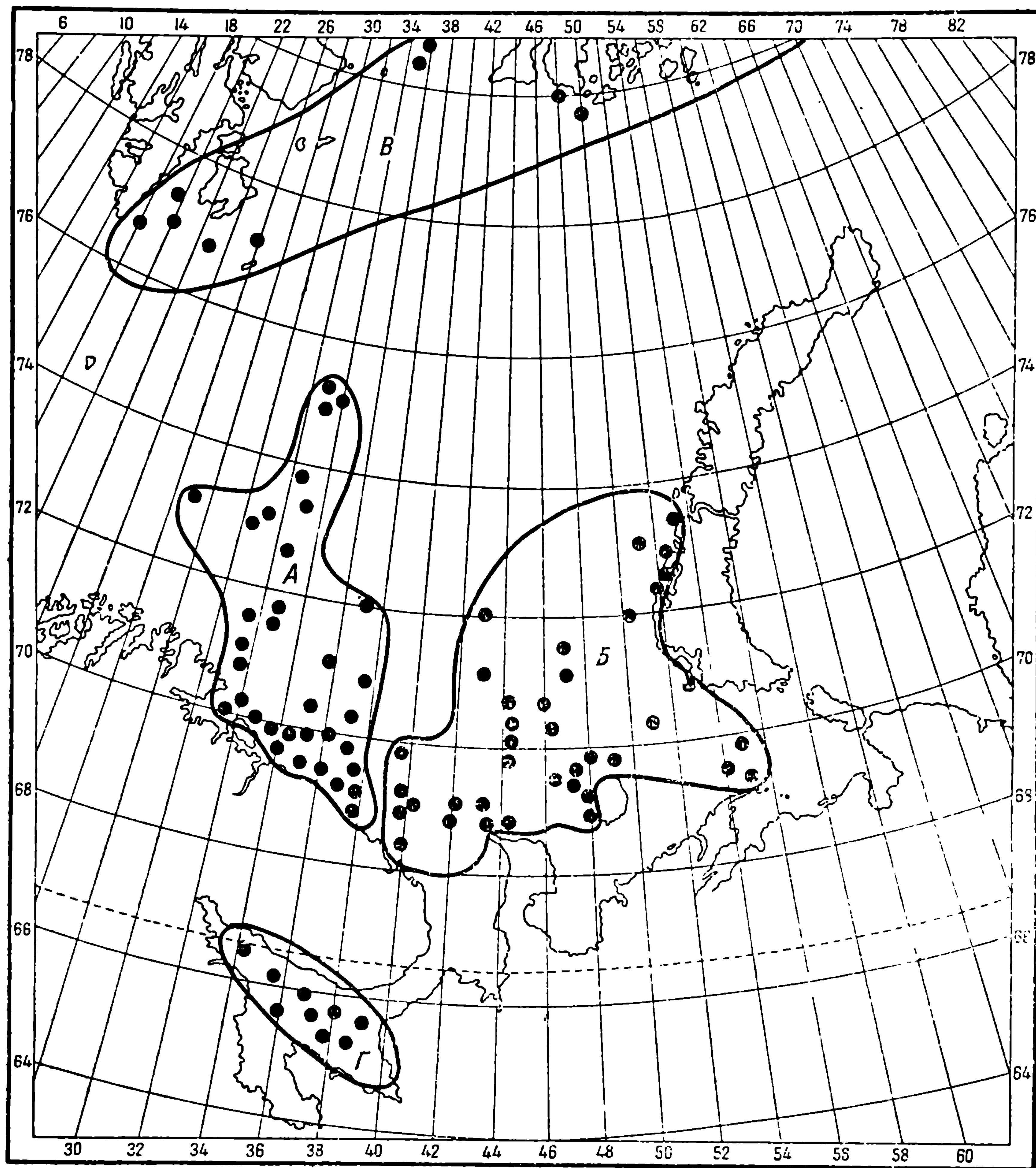


Рис. 47. Распространение *Rachotropis aculeata* в Баренцевом и Белом морях, а также и прилегающих частях Полярного бассейна, Карского и Норвежского морей.

А — западная популяция; *Б* — восточная; *В* — северная; *Г* — беломорская.

горизонты. В течение лета в местообитаниях этой популяции господствуют отрицательные температуры: около —0.29, —0.37°. Зимой температура может быть еще более низкой и достигать —2.0°. В отношении солености и кислородного режима существенных отличий от западного района нет.

Северная популяция поселяется на глубинах от 60 до 225 и более метров в прилегающих к Шпицбергену и Земле Франца-Иосифа районах Баренцева, Гренландского, Норвежского и Карского морей, а также, по-видимому, Полярного Бассейна. Здесь характерны постоянные и

почти неизменные отрицательные температуры от —1.0 до —1.8°, высокие солености и достаточное количество кислорода.

Таким образом, различие в характере температурного режима является единственным различием в условиях существования выделенных нами трех популяций. Западная популяция живет при незначительных сезонных колебаниях сравнительно высоких температур (выше нуля).

Восточная популяция живет при еще менее значительных сезонных колебаниях низких температур (ниже нуля). Северная популяция живет при почти неизменных отрицательных температурах. Иными словами, изменение условий существования у этих трех популяций состоит в последовательном снижении уровня и амплитуды колебаний температуры.

Особняком стоит беломорская популяция *Rh. aculeata*, занимающая глубины 55—65 м в центральной части этого водоема, но преимущественно вдоль Терского берега. Температура воды летом здесь может подниматься до 3.8—4.0°, а зимой опускается до —1.3,—1.5°. Соленость в разное время года подвержена колебаниям от 26 до 30—31‰, а содержание растворенного в воде кислорода — от 60 до 82% насыщения. Условия жизни этой популяции отличаются крайне высокой амплитудой сезонных колебаний: летом температура часто становится более высокой, чем в районе, занимаемой западной баренцевоморской популяцией, а зимой — по существу такой же, при которой постоянно живет северная популяция.

Прежде чем перейти к изложению характера биологических различий между особями перечисленных четырех популяций, укажем, что наши собственные сборы и наблюдения касаются лишь Белого моря (126 особей) и частично западной баренцевоморской популяции (43 особи). Основным материалом послужили коллекции Зоологического института АН СССР, среди которых по Баренцеву морю особенно многочисленными оказались сборы Н. М. Книповича. Всего из этих коллекций было изучено 883 особи.

По нашим наблюдениям, в Баренцевом море первые икроносные самки появляются в декабре; уже в январе отложенные яйца достигают стадии сегментированных зародышей, а в феврале превращаются в молодь, рождение которой заканчивается в марте. В апреле и мае размножающиеся самки нами встречены не были; они снова появились лишь в июне, и на этот раз зародыши закончили свое развитие в сентябре. В октябре и ноябре размножающиеся самки не встречались:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+
Сегментированные зародыши	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
Вполне сформировавшаяся молодь	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—

Таким образом, у *Rh. aculeata* намечается два поколения: зимнее, развившееся из яиц, созревших в течение осени, и летнее, развившееся из яиц, созревших в течение весны. Строгая обособленность этих двух поколений во времени не может считаться вполне установленной, так как бывший в нашем распоряжении материал весьма ограничен; возможно, что размножение протекает и в другое время года. Кроме этого, заметим, что летний период размножения у особей западной баренцевоморской популяции если и имеется, то выражен весьма слабо и охватывает лишь единичных особей. Это же относится, по-видимому, и к беломорской популяции. У особей восточной баренцевоморской и северной популяций летний период размножения выражен ясно и охватывает множество особей.

Анализ размерного состава августовской популяции в восточной половине Баренцева моря показывает, что в это время года она составлена молодью зимнего поколения текущего года, имеющей длину тела от 18

до 24 мм, недостигшими половой зрелости самками летнего поколения прошлого года, размножающимися самками зимнего поколения прошлого года и самцами, имеющими, по-видимому, возраст около года. Из этого следует, что самки зимнего поколения достигают половой зрелости и размножаются только весной будущего года, т. е. дают начало следующему летнему поколению. В соответствии с этим особи летнего поколения достигают половой зрелости только к началу следующей зимы, т. е. в возрасте около 15 месяцев. Таким образом, биологически оба поколения *Rh. aculeata* не обособлены и беспрерывно переходят одно в другое.

Несколько иначе обстоит дело у особей западной популяции. Поскольку летний период размножения здесь отсутствует, то группа мелких самцов и самок, имеющих длину тела от 22 до 28 мм (табл. 22), представляет собой молодь, родившуюся зимой текущего года, а группа более крупных самцов и самок (с длиной тела от 30 до 38 мм) является зимним поколением прошлого года. Это поколение уже размножалось истекшей зимой и служит материнским по отношению к группе более мелких особей. Некоторая часть особей этого поколения доживает до следующей зимы и размножается вторично. Таким образом, самки этой популяции достигают половой зрелости и размножаются в возрасте около 10—11 месяцев и имеют продолжительность жизни до 2 лет.

Таблица 22

Биологический анализ баренцевоморских популяций в 1000 особей *Rhachotropis aculeata* в августе

Длина тела (мм)	Восточная популяция				Западная популяция		
	всего особей	из них самок с зародышами	самок без зародышей	самцов и молоди обоих полов	всего особей	из них самок без зародышей	самцов и молоди обоих полов
36—38	16	8	8	—	25	20	5
34—36	34	9	25	—	75	60	15
32—34	102	34	34	34	100	95	5
30—32	218	109	67	42	250	250	—
28—30	143	42	59	42	—	—	—
26—28	151	17	109	25	225	175	50
24—26	34	—	34	—	225	150	75
22—24	97	—	—	97	100	75	25
20—22	205	—	—	205	—	—	—
18—20	17	—	—	17	—	—	—

Примечание. В западной популяции самки с зародышами не встречены.

Особи беломорской популяции по характеру жизненного цикла сходны, по-видимому, с особями западной баренцевоморской популяции, но отличаются от нее смещением окончания периода размножения на июнь—июль и, как будет показано далее, крайне высокими скоростью роста и плодовитостью.

Размножающиеся самки западной баренцевоморской популяции имеют длину тела от 22.5 до 32.9 мм (в среднем 26.3 мм) и плодовитость — от 16 до 111, в среднем каждая самка вынашивает 62 зародыша (рис. 48).

Размножающиеся самки восточной баренцевоморской популяции имеют длину тела от 27.1 мм до 39.0 мм (в среднем 32.3 мм) и плодовитость — от 52 до 241, в среднем каждая самка вынашивает здесь уже 117 зародышей.

Размножающиеся самки северной популяции имеют длину тела от 32.7 до 44.0 мм (в среднем 39.8 мм), но плодовитость их сравнительно не-

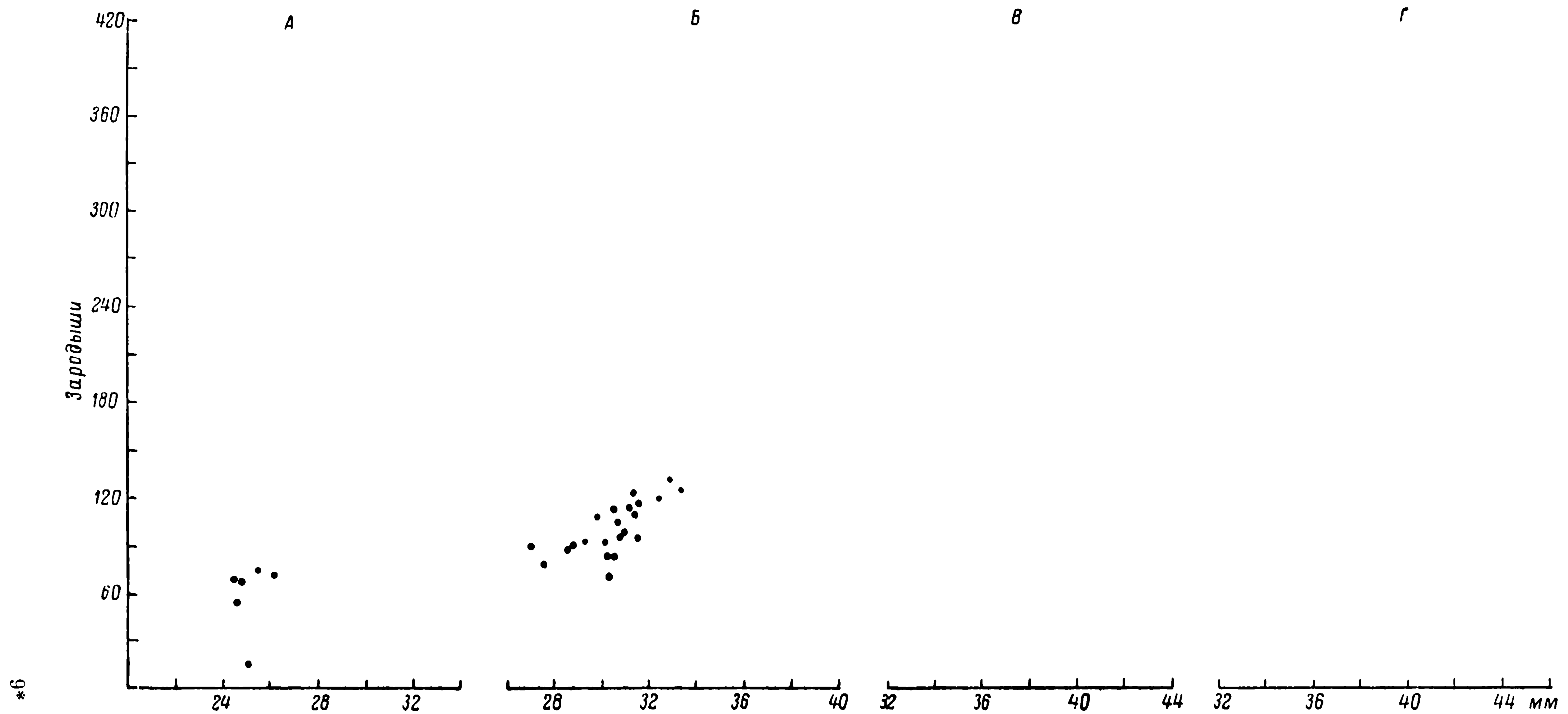


Рис. 48. Изменчивость индивидуальной плодовитости в различных популяциях *Rhachotropis aculeata* в Баренцевом и Белом морях.

А — западная; *Б* — восточная; *В* — северная; *Г* — беломорская популяции.

высокая. Каждая самка вынашивает здесь от 25 до 162 зародышей, в среднем 95, т. е. значительно меньше по сравнению с более мелкими самками восточной популяции.

Существенно отличаются самки беломорской популяции. Длина тела размножающихся самок колеблется здесь от 32.5 до 43.7 мм (в среднем 37.2 мм), а плодовитость — от 66 до 401, составляя в среднем 222 зародыша на каждую самку.

Сравнение биологических свойств особей четырех популяций показывает, что снижение амплитуды сезонных колебаний температуры в сторону наиболее низкого уровня вызывает существенное ускорение роста и подавление репродуктивной способности организма. Смена высоких летних температур на отрицательные зимой вызывает резкое возрастание общей биологической активности организма, выражающееся в одновременном ускорении роста и повышении плодовитости.

Проверим правильность нашего вывода путем сравнения популяций этого вида, населяющих дальневосточные моря (рис. 51).

Западная часть Чукотского моря отличается круглогодичным господством отрицательных температур на сравнительно небольших глубинах. Местообитания *Rh. aculeata* расположены здесь на глубине от 21 до 62 м в зоне почти неизменных температур от —1.0 до —1.8° Длина тела размножающихся самок этой популяции колеблется от 31.0 до 39.9 мм (в среднем 34.5 мм), а плодовитость — от 69 до 138, составляя в среднем 93 зародыша на каждую самку.

Северной части Берингова моря свойственны несколько более резкие сезонные колебания температуры. В местообитаниях *Rh. aculeata* на глубине от 27 до 81 м температура воды летом может быть от —1.62 до +1.60°, зимой же температуры почти всегда становятся отрицательными. Длина тела размножающихся самок колеблется здесь от 28.3 до 38.5 мм (в среднем 32.8 мм), а плодовитость — от 54 до 162, в среднем каждая самка вынашивает уже 104 зародыша, хотя, как мы это видели, они имеют меньшие размеры тела по сравнению с чукотскими.

В южной части Охотского моря, примыкающей к северным берегам Сахалина, *Rh. aculeata* образует массовые поселения на глубине около 130 м, температура воды летом здесь может достигать 6.9°, а зимой опускаться до нуля, а иногда и ниже. Иными словами, условия существования вида напоминают здесь то, что мы видели в Белом море. Длина тела размножающихся самок этой популяции колеблется от 30.2 до 38.5 мм (в среднем 34.0 мм), а плодовитость — от 48 до 194, составляя в среднем 136.

В северо-западной части Японского моря, как в западной части Баренцева моря, *Rh. aculeata* опускается глубже и массовые поселения образует на глубинах до 220 м и более. Здесь, как правило, сезонные колебания температуры незначительны и идут примерно на уровне 3° Условия существования *Rh. aculeata* почти полностью повторяют то, что имеется в западной части Баренцева моря. Длина тела размножающихся самок среди изученных нами особей колебалась от 23.6 до 32.8 мм (в среднем 27.3 мм), а плодовитость — от 33 до 144, составляя в среднем 86 зародышей на каждую самку. В качестве дополнения к биологическому сходству япономорской популяции с западной баренцевоморской укажем, что у нее так же, очевидно, выпадает летний период размножения.

Среди особей, добытых в море Лаптевых и в Восточно-Сибирском море на глубине от 28 до 203 м, оказалось всего лишь несколько размножающихся самок. Длина тела этих самок была от 32.9 до 39.8 мм, а плодовитость — от 27 до 139, в среднем каждая самка вынашивала 80 зародышей.

Сравнение плодовитости самок различных популяций при одинаковой длине тела вполне подтверждает высказанную нами мысль о характере

зависимости скорости роста и плодовитости *Rh. aculeata* от особенностей температурного режима в занимаемых им местообитаниях (табл. 23).

Таблица 23

Сравнение индивидуальной плодовитости *Rhachotropis aculeata* в различных морях северного полушария

Длина тела (мм)	Баренцево море		Северная часть Баренцева и Карского морей, глубина 60—225 м	Белое море, глубина 55—65 м	Западная часть Чукотского моря, глубина 21—62 м	Северная часть Берингова моря, глубина 27—81 м	Южная часть Охотского моря, глубина 132 м	Северо-западная часть Японского моря, глубина 50—220 м
	западная часть, глубина 136—365 м	восточная часть, глубина 75—92 м						
42—44	—	—	138	326	—	—	—	—
40—42	—	—	114	312	—	—	—	—
38—40	—	188	92	240	115	156	162	—
36—38	—	181	25	253	74	124	164	—
34—36	—	158	—	211	92	130	158	—
32—34	102	122	65	101	98	102	131	87
30—32	98	97	—	—	89	97	102	100
28—30	63	86	—	—	—	86	—	110
26—28	68	84	—	—	—	—	—	86
24—26	56	—	—	—	—	—	—	71
22—24	42	—	—	—	—	—	—	78

Stegocephalus inflatus Kröyer

В наших сборах *S. inflatus* почти полностью отсутствовал; за все время работ удалось добыть лишь 8 особей, среди которых оказалось 7 размножающихся самок. При изучении коллекций Зоологического института АН СССР было установлено, что хотя этот вид и распространен довольно широко в Баренцевом море (рис. 49), но высокой численности он достигает в арктических и отчасти в дальневосточных морях. Сделанное нами описание его биологии следует рассматривать как предварительное.

В Баренцевом море мы выделили 3 популяции *S. inflatus*.

1. Популяция центральной части Баренцева моря, занимающая все пространство к югу от 76° с. ш., но не доходящая около 100 миль до побережья Новой Земли на востоке и Кольского полуострова на юге. *S. inflatus* обитает здесь на самых различных глубинах, но наиболее обычен на глубине от 75 до 298 м. В западной части этого района температура воды у дна колеблется около 2—3°, а на востоке может опускаться до —1.90° Круглогодичного господства отрицательных температур в местообитаниях этой популяции, очевидно, не бывает. Соленость всегда несколько выше $34^0/_{00}$ и изменяется весьма незначительно.

2. Популяция прибрежных вод Восточного Мурмана занимает примерно 100-мильную полосу у берегов Кольского полуострова и располагается на глубине 110—128 м. Условия существования особей в общих чертах здесь такие же, как и у особей популяции центральной части Баренцева моря, и отличаются лишь несколько большими сезонными колебаниями температуры.

3. Окраинная, северо-восточная популяция занимает на севере районы, примыкающие к Шпицбергену и к Земле Франца-Иосифа, а на востоке — прибрежные воды Новой Земли. В этом обширном районе животные поселяются на глубине от 29 до 345 м. Характерной чертой условий существования этой популяции являются постоянно высокие солености и

круглогодичное господство отрицательных температур с очень незначительными сезонными колебаниями.

Всего нами было изучено 589 особей, в том числе 340 размножающихся самок.

Имевшийся в нашем распоряжении материал позволяет предполагать, что размножение начинается весной и заканчивается осенью. Самки

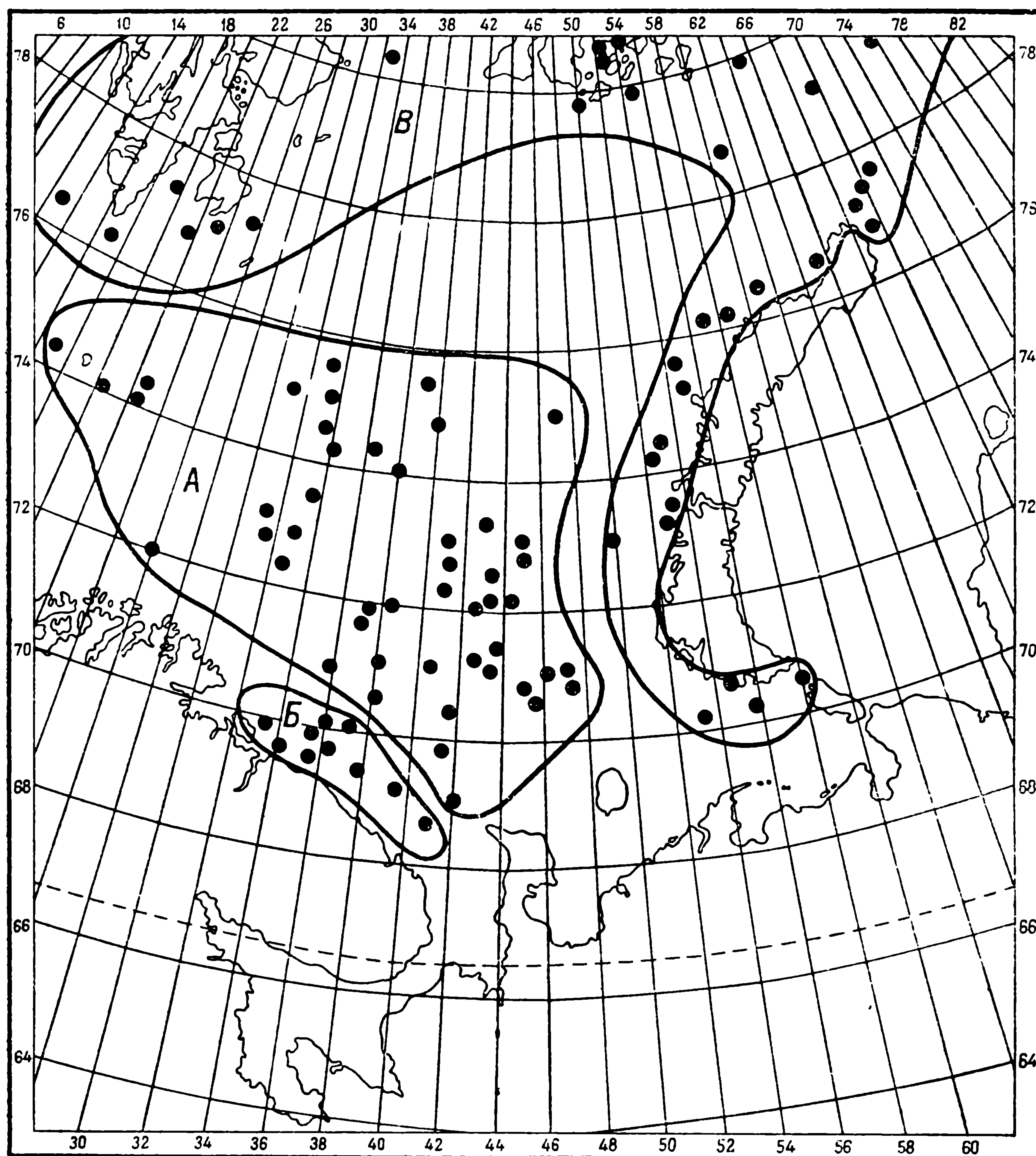


Рис. 49. Распространение *Stegocephalus inflatus* в Баренцевом море и в прилегающих частях Полярного Бассейна, Норвежского, Гренландского и Карского морей.

А — популяция центральной части Баренцева моря; Б — популяция прибрежных вод Восточного Мурмана; В — окраинная, северо-восточная популяция.

с яйцами и ранними стадиями развития зародышей в выводковых камерах встречались в мае, июне и июле. Позднее августа самки с зародышами не встречались. В арктических морях (Карском и Чукотском) размножающиеся самки добывались и в сентябре.

Анализ размерного состава августовской популяции в центральной части Баренцева моря (табл. 24) показывает, что в это время года имеются 2 возрастные группы особей: размножающиеся особи прошлого года рождения и незначительное число особей в возрасте около 2 лет. Подавляющая

масса популяции представлена размножающимися самками (87.3% от общего числа особей в популяции).

Таблица 24

Размерный состав популяции в 1000 особей *Stegocephalus inflatus* в различных морях северного полушария

Длина тела (мм)	Центральная часть Баренцева моря	Карское море	Западная часть Чукотского моря	Северо-западная часть Японского моря
40—42	—	9 (9)	—	—
38—40	—	18 (18)	—	—
36—38	—	63 (63)	—	—
34—36	—	18 (18)	—	—
32—34	—	27 (27)	—	—
30—32	102 (102)	36 (36)	19 (19)	10 (10)
28—30	38 (38)	63 (63)	26 (26)	20 (20)
26—28	89 (89)	117 (99)	51 (51)	70 (70)
24—26	115 (115)	99 (54)	64 (51)	120 (120)
22—24	176 (163)	54 (45)	90 (32)	280 (260)
20—22	214 (189)	81 (18)	19	240 (210)
18—20	202 (164)	54	45	160 (110)
16—18	64 (13)	72	102	20
14—16	—	109	206	30
12—14	—	90	213	50
10—12	—	81	90	—
8—10	—	9	75	—
Всего	1000 (873)	1000 (450)	1000 (179)	1000 (800)

Примечание. В скобках — количество самок с зародышами, найденное в популяции.

Совершенно другое наблюдается у популяций, населяющих Карское и Чукотское моря. В Карском море летняя популяция имеет в своем составе значительное количество еще не достигших половой зрелости особей прошлого года рождения, а среди размножающихся самок присутствуют еще по меньшей мере 2 возрастные группы: на 2-м и 3-м годах жизни. Следовательно, в отличие от Баренцева моря, половая зрелость наступает здесь не на 1-м, а на 2-м году жизни и особи живут не до 2, а минимум до 3 лет. В Чукотском море половая зрелость наступает тоже не ранее 2-го года жизни, но после первого же размножения все особи погибают, т. е. продолжительность их жизни не превышает 2 лет. В Японском море мы встречаемся с явлением ускорения полового созревания: здесь, так же как и в Баренцевом море, самки размножаются на 1-м году жизни, но, в отличие от него, сразу же погибают, т. е. живут всего лишь около 1 года. Таким образом, и на примере этого вида мы встречаемся с неоднократно уже обнаруживаемым явлением замедления полового созревания, увеличения продолжительности жизни и сохранения неизменной скорости роста тела животных, живущих при постоянно пониженных температурах окружающий среды. В соответствии с этим находятся изменения размеров тела и плодовитости размножающихся самок.

В центральной части Баренцева моря длина тела размножающихся самок колеблется от 17.8 до 37.5 мм (в среднем 24.5 мм), а плодовитость — от 6 до 108, в среднем каждая самка вынашивает 30 зародышей (рис. 50).

В прибрежных водах Восточного Мурмана длина тела размножающихся самок изменяется от 16.2 до 30.2 мм (в среднем 24.0 мм), а плодовитость — от 11 до 51, составляя в среднем 27 зародышей на каждую самку.

Размножающиеся самки окраинной, северо-восточной популяции имеют длину тела от 23.7 до 40.7 мм (в среднем 32.6 мм), а плодовитость —

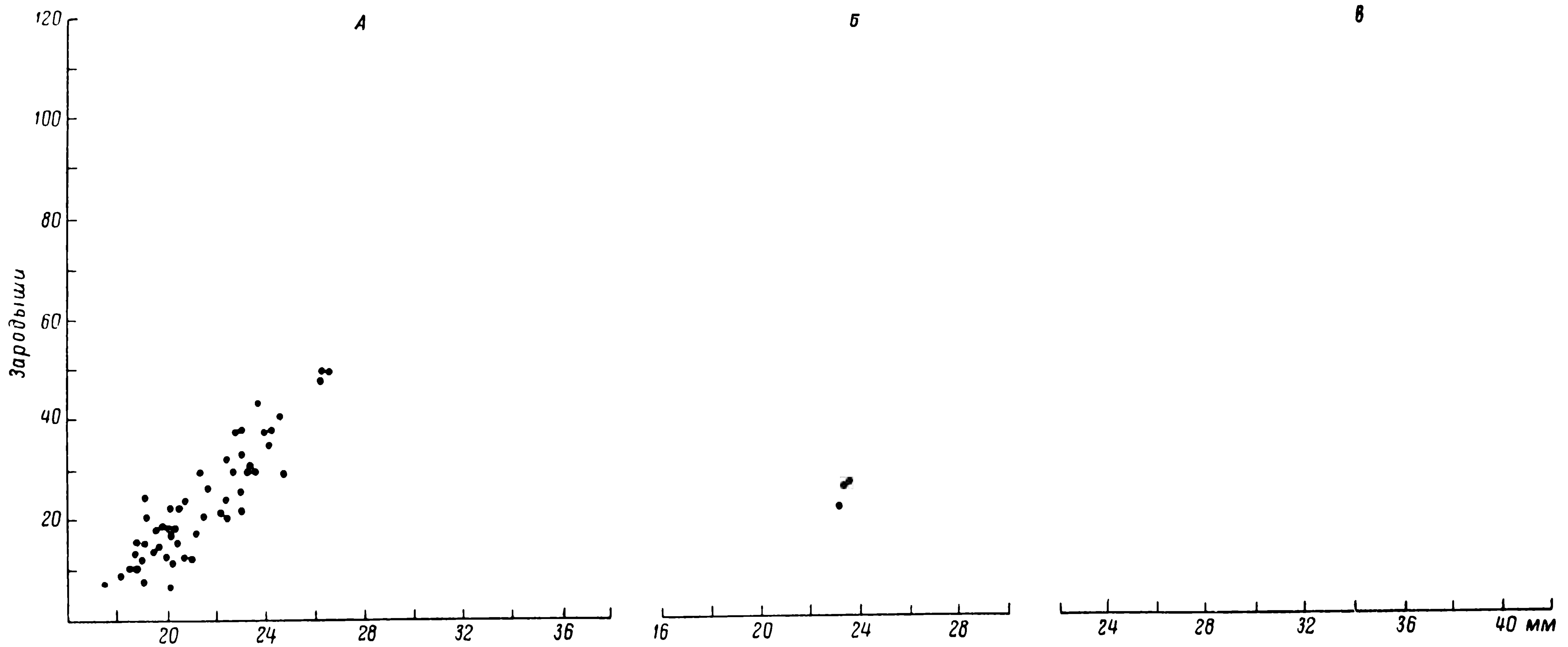


Рис. 50. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Stegocephalus inflatus*, обитающих в Баренцевом и в прилегающих частях других водоемов.

А — центральная часть Баренцева моря, глубина 75—298 м; *Б* — прибрежные воды Восточного Мурмана, глубина 110—280 м; *В* — северо-восточная часть Баренцева моря и прилегающие к ней районы Карского, Гренландского, Норвежского морей и Полярного Бассейна, глубина 29—345 м.

от 12 до 121, в среднем каждая самка вынашивает здесь уже 62 зародыша.

В Карском море размножающиеся самки имеют длину тела от 20.2 до 40.7 мм (в среднем 29.5 мм), а плодовитость — от 5 до 108, в среднем 38 на каждую самку.

В дальневосточных морях изменения размеров тела и плодовитости размножающихся самок в общем идут в том же направлении, т. е. с севера на юг размеры тела уменьшаются, а плодовитость увеличивается (рис. 52).

В западной части Чукотского моря, где в местообитаниях *S. inflatus* на глубине 35—61 м в течение круглого года господствуют отрицательные температуры от —1.26 до —1.76°, длина тела размножающихся самок колеблется от 22.9 до 31.8 мм (в среднем 26.5 мм), каждая самка вынашивает от 5 до 58 зародышей, в среднем 21.

В северо-западной части Берингова моря на глубине от 110 до 136 м при незначительных сезонных колебаниях температуры (причем летом температура здесь нередко положительная) длина тела размножающихся самок колеблется от 18.2 до 32.2 мм (в среднем 23.1 мм), а плодовитость — от 5 до 79, в среднем каждая самка вынашивает 28 зародышей.

В южной части Охотского моря на глубинах от 52 до 142 м при постоянных отрицательных температурах порядка —1.5° размер тела самок несколько увеличивается, но плодовитость остается неизменной. Каждая самка имеет здесь длину тела от 18.2 до 31.0 мм (в среднем 25.0 мм), а плодовитость — от 5 до 67, в среднем 28.

Наконец, в северо-западной части Японского моря, где этот вид опускается до 400 м и часто живет при высоких положительных температурах летом и низких отрицательных — зимой, длина тела размножающихся

Таблица 25

Сравнение индивидуальной плодовитости самок *Stegocephalus inflatus* в различных морях северного полушария

Длина тела (мм)	Центральная часть Баренцева моря	Прибрежные воды Восточного Мурмана	Северо-восточная часть Баренцева моря и прилегающие к ней воды	Карское море	Западная часть Чукотского моря	Северо-западная часть Берингова моря	Южная часть Охотского моря	Северо-западная часть Японского моря
40—42	—	—	—	77	—	—	—	—
38—40	—	—	104	55 ?	—	—	—	—
36—38	88 ?	—	98	71	—	—	—	—
34—36	108 ?	—	72	59	—	—	—	—
32—34	—	—	70	60 ?	—	74	—	—
30—32	30 ?	18 ?	54	31 ?	47	63	59	50
28—30	45	—	36	39	30	52	51	50
26—28	43	43	18	26	18	46	34	37
24—26	32	30	18	25	16	34	23	26
22—24	28	25	26	18	13	28	26	24
20—22	18	22	—	8	—	19	11	20
18—20	14	19	—	—	—	11	6	12
16—18	7	11	—	—	—	—	—	—
Средняя длина тела (мм)	24.5	24.0	32.6	29.5	26.5	23.1	25.0	22.6
Средняя плодовитость	30	27	62	38	21	28	28	22

самок становится наименьшей, а плодовитость почти такой же, как в Чукотском море. Самки имеют размер от 18.2 до 30.5 мм (в среднем 22.6 мм) и плодовитость от 5 до 50, в среднем каждая самка вынашивает 22 зародыша. Напомним, что здесь половая зрелость самок наступает на 1-м году жизни, в отличие от самок других дальневосточных морей, у которых она наступает, очевидно, только на 2-м году жизни.

Сравнение плодовитости самок различных популяций при одинаковых размерах тела показывает, что с увеличением степени летнего прогревания число вынашиваемых самкой зародышей может заметно возрастать даже при одной и той же длине тела. Наименьшей относительной плодовитостью обладают особи, населяющие арктические моря, и наибольшей — Баренцево и Японское (табл. 25).

Acanthostepheia malmgreni (Goës)

Этот вид, который принято считать представителем высокоарктической фауны, широко распространен в открытых частях Баренцева моря к югу от 76-й параллели и, по-видимому, вовсе отсутствует к северу от нее (рис. 53). Однако он снова появляется со стороны Полярного Бассейна в районе Шпицберген—Земля Франца-Иосифа; в Карском море он распространен уже не повсеместно.

В западной части Баренцева моря *A. malmgreni* встречается на глубине от 91 до 422 м, достигая наибольшей плотности поселений на глубинах 350—380 м. Температура воды здесь всегда выше нуля и может подниматься до 2.5—3.0°. В этих условиях за одно траление добывалось до 35 особей.

В юго-восточной части Баренцева моря поселения *A. malmgreni*, прижимаясь к западному берегу южного острова Новой Земли, поднимаются на глубины от 8 до 320 м, образуя наиболее массовые поселения на глубине около 170 м. Температура воды здесь зимой всегда отрицательная, такой же иногда остается и летом, но чаще всего сменяется на положительную (до 4—5°). Для всего этого района характерно повышение амплитуды сезонных колебаний температуры за счет сильного зимнего охлаждения. В этих условиях за одно траление добывалось до 35 особей.

В районе Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа, а также и в Карском море *A. malmgreni* глубже 240 м не обнаружена. Плотность поселений особей этой популяции на большинстве участков резко увеличивается, так что за одно траление их может быть добыто до 300 и более.

Для всего района характерно снижение амплитуды сезонных колебаний температуры за счет ослабления или даже полного отсутствия летнего прогревания; всюду в течение круглого года здесь господствуют отрицательные температуры воды.

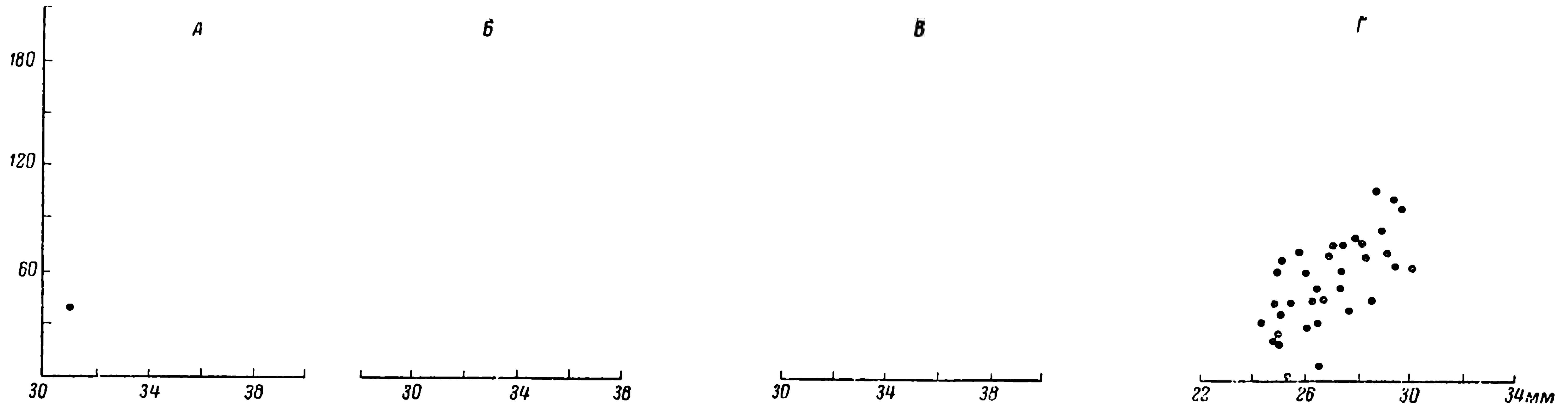
В Белом море *A. malmgreni* в большом количестве (до 112 особей за одно траление) добывалась нами в Бассейне, в Двинском и Кандалакшском заливах на глубине 55—65 м. В июне температура воды здесь была от —0.6 до 3.8°, в августе—сентябре поднималась в некоторых случаях

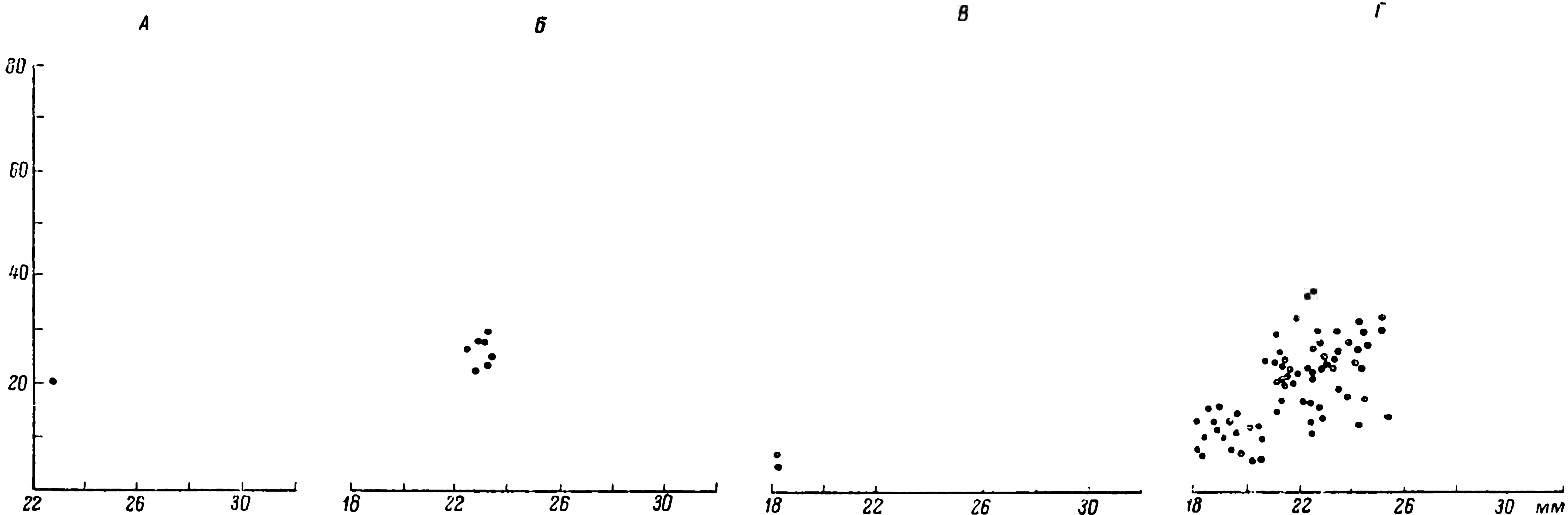
Рис. 51. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Rhachotropis aculeata*, обитающих в различных морях Дальнего Востока.

А — Чукотское море; *Б* — северная часть Берингова моря; *В* — южная часть Охотского моря; *Г* — северо-западная часть Японского моря.

Рис. 52. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Stegocephalus inflatus*, обитающих в морях Дальнего Востока.

А — западная половина Чукотского моря, глубина 35—61 м; *Б* — Охотское море, глубина 52—142 м; *В* — Берингово море, глубина 110—136 м; *Г* — Японское море, глубина 61—126 м.


Рис 51
А
Б
В
Г
180
120
60
30
34
38
22
26
34мм
Зародыши


Рис.52
А
Б
В
Г
80
60
40
20
18
22
26
30
мм

до 5—6°, а зимой неизменно опускалась ниже нуля. По Дерюгину (1928), *A. malmgreni* в Белом море распространена до самых больших глубин.

Таким образом, в пределах рассматриваемого весьма обширного участка имеется по крайней мере 4 популяции *A. malmgreni*, живущие при заметно отличающихся друг от друга условиях окружающей среды.

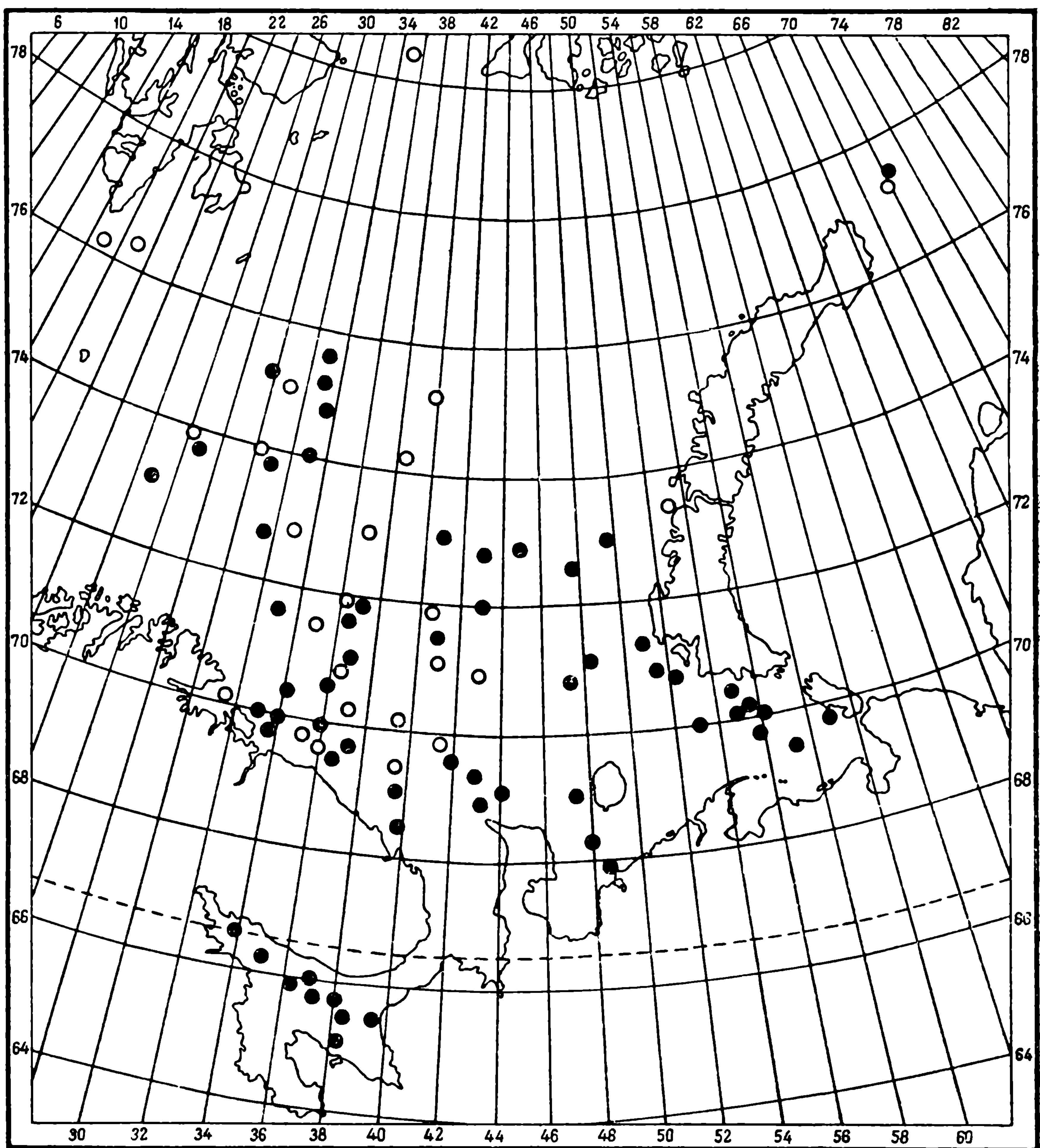


Рис. 53. Распространение *Acanthostepheia malmgreni* (*темные кружки*) и *Paramphithoe cuspidata* (*светлые кружки*) в Баренцевом и Белом морях, а также в прилегающих частях Полярного Бассейна и Карского моря.

1. Популяция западной части Баренцева моря, обитающая при почти неизменных в течение круглого года температурах до 3°.

2. Популяция района Шпицберген—Земля Франца-Иосифа и Карского моря, обитающая при неизменных в течение круглого года температурах ниже нуля.

3. Популяция юго-восточной части Баренцева моря, обитающая при сезонных колебаниях температуры от отрицательных зимой до 4—5° летом.

4. Беломорская популяция, живущая при наиболее резких сезонных колебаниях температуры: от отрицательных зимой до 5—6° летом.

В нашем распоряжении оказался весьма ограниченный материал для суждения о характере биологических особенностей особей этих четырех популяций:

Длина тела (мм)	Западная часть Баренцева моря	Восточная часть Баренцева моря	Белое море	Карское море и район Шпицберген—Земля Франца-Иосифа
38—40	—	—	—	1
36—38	—	—	—	1
34—36	—	2	2	2
32—34	4	—	—	7
30—32	24	1	2	9
28—30	33	14	—	10
26—28	6	27	5	7
24—26	1	6	22	4
22—24	—	2	71	—
20—22	—	—	71	—
18—20	—	—	27	—
16—18	—	—	13	8
14—16	—	—	3	75
12—14	—	—	—	72
10—12	—	—	—	3
Всего	78	52	216	209

Можно лишь высказать некоторые, в той или иной мере обоснованные предположения.

Прежде всего заметим, что за период сборов с июня по октябрь в Баренцевом и Белом морях размножающихся самок не встречалось вовсе. В некоторых случаях в популяциях попадались крупные самки с хорошо сохранившимися выводковыми камерами; очевидно, размножение протекает здесь только зимой. В сентябрьских сборах из Карского моря среди значительного количества просмотренных особей была обнаружена единственная размножающаяся самка. Эта самка имела длину тела 32 мм и вынашивала 325 недавно отложенных яиц. У других самок этой популяции в гонадах находились крупные овоциты, следовательно, размножение здесь только начиналось. На этом наши сведения о размножении *A. malmgreni* исчерпываются. Но даже эти до крайности скудные сведения позволяют сделать два заключения: во-первых, о сравнительно высокой плодовитости, так как найденная размножающаяся самка вынашивала значительно больше яиц, чем наиболее плодовитые самки почти всех других видов изученных нами бокоплавов, во-вторых, о том, что размножение действительно протекает зимой.

В течение лета популяция западной части Баренцева моря составлена особями одной возрастной группы с длиной тела от 24 до 34 мм (стр. 141); совершенно очевидно, что все это поколение родилось истекшей зимой и имеет возраст около 6 месяцев. Эти особи к зиме достигают половой зрелости, размножаются и погибают, т. е. продолжительность их жизни составляет всего лишь около одного года.

В популяции юго-восточной части Баренцева моря особи, родившиеся истекшей зимой, к концу лета имеют длину тела от 22 до 32 мм; одновременно с этим в популяции имеются, видимо, остатки материнского поколения, закончившего размножение истекшей зимой. Продолжительность жизни основной массы особей этой популяции и здесь не превышает одного года, но отдельные особи уже могут жить до 2 лет.

Для особей беломорской популяции характерно дальнейшее замедление скорости роста: особи, родившиеся в течение зимы, в начале лета имеют длину тела от 14 до 28 мм, но одновременно с ними живут еще и

особи материнского поколения с длиной тела до 36 мм. Наличие в популяции двух возрастных групп здесь выражено уже более отчетливо, чем в популяции восточной части Баренцева моря.

Увеличение возраста наступления половой зрелости и резкое замедление скорости роста наблюдаются у особей из Карского моря и из района Шпицберген—Земля Франца-Иосифа. Особи, родившиеся зимой, к концу лета достигают здесь длины тела от 10 до 18 мм, а особи в возрасте около $1^1/_2$ лет — от 24 до 40 мм; возможно, что в эту размерную группу входит и некоторое количество особей, уже размножавшихся истекшей зимой и имеющих к моменту наблюдения возраст около $2^1/_2$ лет. В этой популяции особи впервые приступают к размножению в возрасте $1^1/_2$ лет, следовательно, завершают свой жизненный цикл не менее чем за 2 года.

Paramphithoe cuspidata (Lepechin)

P. cuspidata довольно широко распространен в юго-западной части Баренцева моря на глубине от 97 до 422 м и при всегда положительных температурах до 3°. Восточнее 44-го меридиана известно лишь единственное местонахождение в районе Маточкина Шара; весьма возможно, что сюда он проникает уже со стороны Карского моря. К северу от 76-й параллели в Баренцевом море, по-видимому, отсутствует, но снова появляется у южного края Полярного Бассейна в районе Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа (рис. 53); в Карском море практически распространен повсеместно. Эта арктическая популяция населяет глубины от 53 до 520 м и живет в условиях круглогодичного господства отрицательных температур. За одно траление здесь более 21 особи не добывалось.

В Белом море нашими сборами *P. cuspidata* не обнаружена, но известна там по работе А. И. Булычевой (1934), указавшей, что здесь этот вид обитает в самых прибрежных водах и образует особую карликовую форму.

В районе наших исследований в Баренцевом море размножение протекает только зимой — с января по апрель. Длина тела размножающихся самок колеблется от 16.2 до 25.2 мм, составляя в среднем 20.7 мм. Каждая самка вынашивает от 14 до 68 зародышей, в среднем 38.

Молодь, родившаяся в феврале—апреле, растет довольно быстро и уже в июне имеет длину тела от 14.5 до 21.0 мм. К зиме эта молодь достигает половой зрелости, размножается и погибает. Следовательно, весь жизненный цикл основной (или всей) массы особей этого вида в юго-западной части Баренцева моря завершается в течение одного года. Самые крупные особи имеют здесь длину тела не более 27 мм.

В районе Земли Франца-Иосифа среди особей, добытых на глубине 53 м в середине сентября, было замечено 2 возрастные группы, резко отличающиеся друг от друга по размерам тела. Особи, родившиеся истекшей зимой, имели длину тела около 12—13 мм, а особи, родившиеся предшествующей зимой, достигали длины тела около 26 мм. Иногда здесь встречаются особи с длиной тела до 30 мм, имеющие, по видимому, возраст около $2^1/_2$ лет. Половая зрелость в этих условиях наступает на 2-м году жизни (размножение начинается во второй половине сентября), а весь жизненный цикл завершается не менее, чем за 2 года. Иными словами, на примере этого вида мы снова встречаемся с уже неоднократно отмеченным явлением удлинения жизненного цикла особей в арктических водах.

Gammarellus homari (Fabricius)

G. homari довольно обычен на каменистой литорали более или менее открытых участков Восточного Мурмана, а также Воронки и северной части Горла Белого моря. Молодь летом нередко образует массовые по-

селения среди литоральных зарослей Halosaccion и Polysiphonia. Зимой он частично живет на литорали, а частично опускается в заросли ламинарий.

Южнее Горла Белого моря значительные поселения молодых особей этого вида обнаружены в зарослях Fucus vesiculosus на глубине 2—3 м в западной части Кандалакшского залива, на литорали же он не был найден вовсе.

В местообитаниях *G. homari* в Баренцевом море температура воды колеблется от —1.5 до +12°, соленость не падает ниже 30‰. Примерно в таких же условиях он живет в Воронке и Горле Белого моря, лишь отрицательные температуры здесь держатся дольше. Южнее Горла Белого моря *G. homari* живет при температуре воды от —1.4 до +16° и при солености 24—30‰.

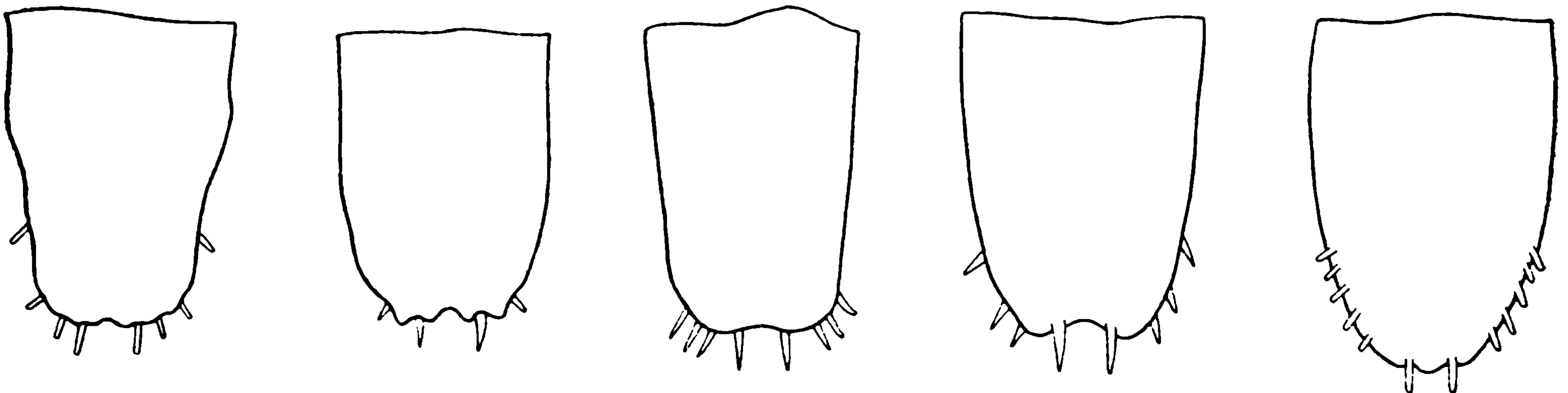


Рис. 54. Изменчивость формы тельсона у самок *Gammarellus homari*.

Особи, обитающие в районе наших исследований, по целому ряду морфологических признаков существенно отличаются от описываемых в сводках и определителях (например, Stephensen, 1927; Яшнов, 1948, и др.). Прежде всего заметим, что форма и строение тельсона сильно изменчивы, поэтому не могут служить надежными признаками отличия этого вида от *G. angulosus*, в существовании которого имеются все основания сомневаться. Вогнутость боковых сторон тельсона, указываемая в качестве одного из основных признаков *G. homari*, встречается очень редко, лишь у единичных молодых особей (рис. 54), бо́льшая часть молоди имеет тельсон с ровными или выпуклыми краями. Выемка на нижнем крае тельсона также не имеет постоянной формы, а у самых крупных самок нередко превращается в хорошо различимый вырост. Большое разнообразие можно наблюдать в форме и количестве щетинок на тельсоне. На нашем рисунке показаны лишь наиболее часто встречающиеся разновидности тельсона в пределах одной популяции.

Строение спинной части тела только у молодых особей совпадает с описанием такового упомянутых авторов, правда, их описание и рисунки без изменений копируются друг у друга на протяжении нескольких десятков лет. Считается, что спинной гребень начинается на 1-м грудном сегменте; такое положение мы можем наблюдать лишь у сравнительно молодых особей (рис. 55, *а*), а у взрослых и перезимовавших самок спинной гребень начинается только на 4-м сегменте (рис. 55, *б*). Форма заднего края эпимеры 3-го брюшного сегмента отличается от имеющихся описаний: задний край эпимеры внизу образует закругление, а не угол, как это указывается в определителях. Несмотря на столь существенные отличия наших экземпляров, мы не решаемся выделить их в какую-либо самостоятельную систематическую единицу.

Наиболее крупные особи характерны для зимы, а наиболее мелкие — для лета. Сезонные изменения размерного состава популяции (табл. 26)

находятся в полном соответствии с характером жизненного цикла вида и особенно с процессом размножения. Поэтому, прежде чем рассмотреть закономерности сезонных изменений размерного состава популяции, нам придется в общих чертах ознакомиться с закономерностями процесса размножения.

Откладка яиц в 1948—1950 гг. наблюдалась в январе при температуре воды около —1° и продолжалась до мая включительно:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития		+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Сегментированные зародыши .	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Вполне сформировавшаяся молодь .	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—

Яйца, отложенные в январе, уже в феврале достигают стадии вполне сформировавшейся молоди, рождение которой происходит в апреле—мае при температуре воды 2—4°. На этом процесс размножения в губе Дальне-Зеленецкой заканчивается.

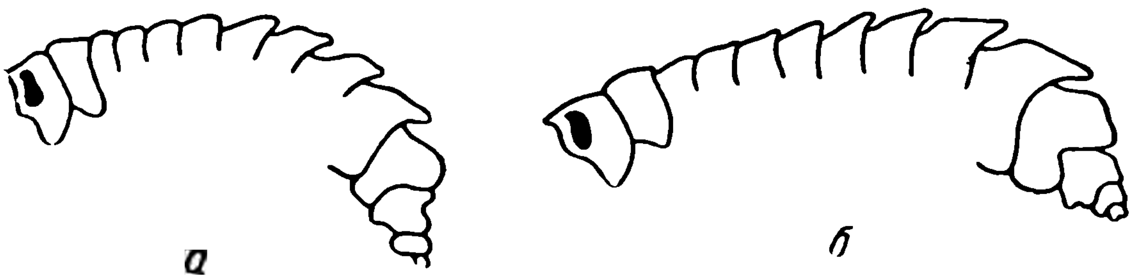


Рис. 55. Форма спинной части тела у молодых (*а*) и взрослых (*б*) особей *Gammarellus homari*.

Зимой 1950/51 г. размножение началось не в январе, а в декабре. Интересно, что в этом случае к февралю все икроносные самки с литорали исчезли и, видимо, погибли, не закончив размножения и не дав молоди.

Далее к востоку, на литорали о. Б. Харлов, размножение затягивается и последние размножающиеся самки встречаются еще в июле. В Воронке и Горле Белого моря самки с зародышами в значительном количестве попадаются в июле и даже в августе при температуре воды до 9.4° (зимних

Таблица 26

Сезонные изменения размерного состава популяции *Gammarellus homari*, губа Дальне-Зеленецкая

Длина тела (мм)	1949 г.				1950 г.						
	15 II	16 III	16 VIII	5 XI	5 II	5 III	5 V	19 V	3 VII	31 VII	6 X
34—36	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0
32—34	0	0	0	0	0	59	0	0	0	0	15
30—32	0	0	0	0	0	24	1	0	0	0	15
28—30	0	16	0	19	0	35	0	0	18	16	105
26—28	67	32	0	75	0	12	1	0	87	0	59
24—26	67	32	0	0	67	47	2	0	104	16	0
22—24	0	0	0	38	67	136	3	0	77	0	15
20—22	133	129	0	152	368	174	11	0	0	0	105
18—20	466	486	0	245	331	236	5	5	0	8	179
16—18	200	274	0	245	67	97	6	7	0	0	269
14—16	67	16	34	132	67	97	9	12	0	24	238
12—14	0	16	396	94	33	47	2	22	0	8	0
10—12	0	0	80	0	0	24	0	2	17	80	0
8—10	0	0	68	0	0	0	0	2	156	176	0
6—8	0	0	14	0	0	0	38	113	286	152	0
4—6	0	0	102	0	0	0	438	428	246	264	0
2—4	0	0	306	0	0	0	484	409	9	256	0

сборов здесь не было). Южнее Горла Белого моря размножающиеся самки с июня по октябрь найдены не были. Таким образом, размножение *G. homari* в губе Дальне-Зеленецкой и на о. Б. Харлов начинается в самое холодное время года и заканчивается с началом весеннего прогревания воды. Лишь в качестве редкого исключения единичные размножающиеся самки могут быть найдены в отдельные годы до августа. По-видимому, в Воронке и Горле Белого моря массовое размножение осуществляется в эти же сроки, а наличие размножающихся самок в июле и августе объясняется более низкими температурами воды летом.

Зная время рождения молоди в губе Дальне-Зеленецкой, мы можем теперь рассмотреть вопрос о скорости роста и продолжительности жизни *G. homari*. Предварительно заметим, что за весь период наблюдений на литорали нам встречались только самки и молодь, взрослых самцов не было найдено ни разу. Поэтому среди крупных особей (табл. 26) имеются только самки; среди молоди одинаково имеются, видимо, как самцы, так и самки.

В августе 1949 г. популяция состояла исключительно из молоди, родившейся истекшей весной. Среди этой молоди было 2 размерные группы: с максимумом на 12—14 мм и от 2 до 6 мм. Эти группы образовались, очевидно, вследствие различия во времени рождения молоди: молодь, развившаяся из яиц, отложенных зимой, обладает повышенной скоростью роста по сравнению с молодью, развившейся из яиц, отложенных весной. В 1949 г. быстрее растущая молодь оказалась мало жизнеспособной, а к концу года исчезла из популяции, не дав потомства; в феврале 1950 г. вся популяция состояла из медленно растущих особей, максимальное количество которых к этому времени располагалось в размерных группах от 18 до 22 мм. В марте в популяции опять появилось незначительное количество быстро растущих особей, достигших к этому времени самых крупных размеров (до 36 мм); эти особи пришли на литораль из зарослей ламинарий. Уже в мае, после рождения молоди, поколение прошлого года практически перестало существовать, таким образом, продолжительность его жизни ровно один год. В 1950 г. описываемая картина снова повторилась, но с той разницей, что в этом году быстро растущая часть молоди оказалась жизнеспособной, а скорость роста ее была еще большей, чем в прошлом году: если в ноябре прошлого года эта молодь имела в большинстве размеры от 26 до 28 мм, то в этом году уже в октябре она достигала 28—30 мм. Медленно растущая молодь к октябрю расположилась в размерных группах от 14 до 22 мм и на этом же уровне осталась в ноябре, тогда как быстро растущая часть поколения достигла уже размеров до 32 мм. В декабре все поколение приступило к размножению, но, как уже говорилось, оказалось мало жизнеспособным и к марту исчезло, не дав потомства. В феврале этого года популяция была составлена только самками с длиной тела от 18 до 36 мм. Все они размножались. Достаточно сказать, что в это время популяция в 1000 особей вынашивала 94 068 зародышей.

Существование двух биологических групп *G. homari*, отличающихся значительной разницей в скорости роста и не имеющих каких-либо внешних морфологических отличий, представляет собой большой интерес, тем более что эти 2 группы самок хорошо различимы и при изучении плодовитости (рис. 56). Следует обратить внимание, что, например, в мае 1949 г. в популяции молоди было примерно одинаковое количество как быстро, так и медленно растущих особей, но среди размножающихся самок быстро растущих оказалось в 10 раз меньше. Следовательно, медленно растущие особи обладают значительно большей выживаемостью.

Подобные же 2 группы молоди обнаруживаются и в Воронке Белого моря (1950 г.), причем некоторое количество быстро растущих самок здесь,

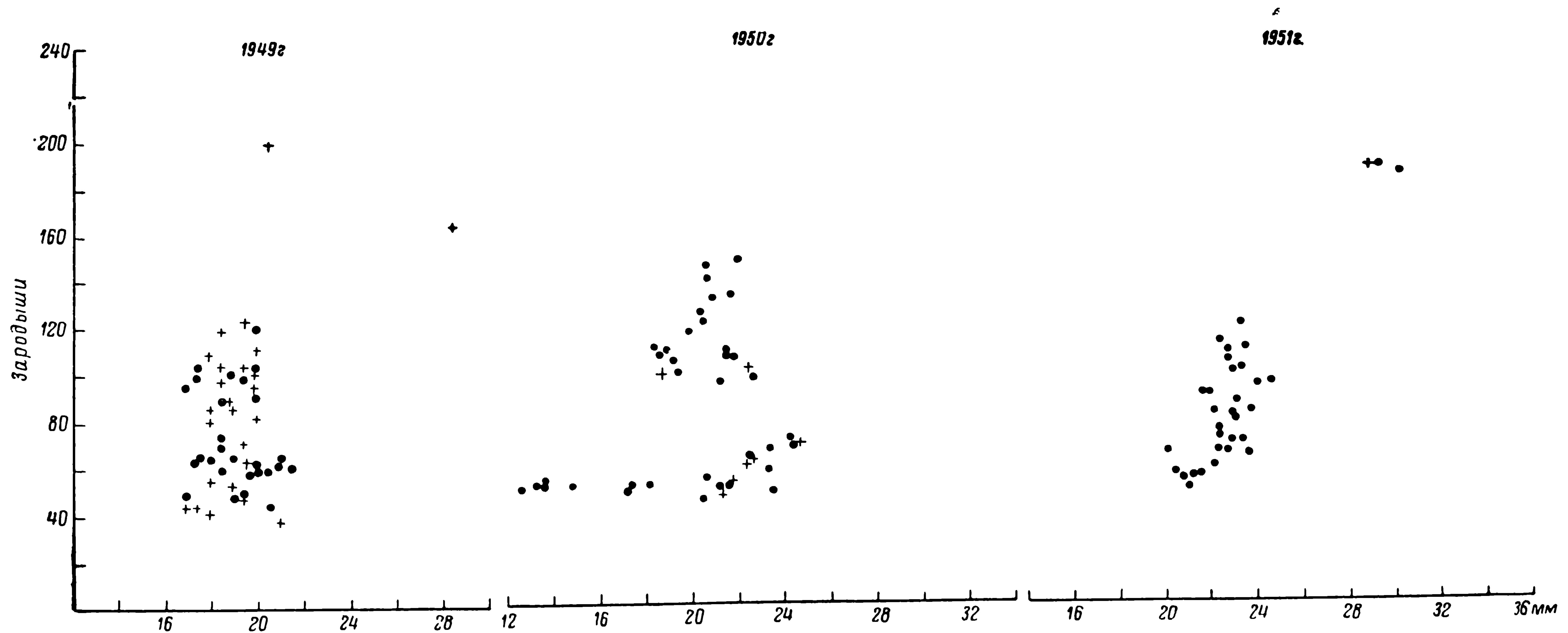


Рис. 56. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Gammarellus homari*, обитающих на литорали полуоткрытых берегов Восточного Мурмана.

Точки — яйца и ранние стадии развития зародышей; *крестики* — вполне сформировавшаяся молодь.

возможно уже к августу, в возрасте около 3 месяцев, достигает половозрелости и размножается:

Длина тела (мм)	2 — 4	— 6	— 8	— 10	— 12	— 14	— 16	— 18	— 20	— 22	— 24	— 26	— 28	— 30	— 32
26 VI	735	130	61	4	0	0	4	15	24	11	8	8	0	0	0
19 VII	22	85	150	163	85	45	13	20	36	56	147	143	29	0	6

Вопрос о местообитании взрослых самцов и продолжительности их жизни нами не выяснен, во всяком случае на литорали они не обнаружены.

Длина тела размножающихся самок за весь период наблюдений колебалась от 11.9 до 35.2 мм, а индивидуальная плодовитость — от 21 до 227. В разные годы размеры икроносных самок и их плодовитость существенно меняются. Рассмотрим этот вопрос отдельно для медленно и быстро растущих особей. Медленно растущие самки в 1949 г. имели длину тела от 14.0 до 21.5 мм и вынашивали от 21 до 196 зародышей, в среднем 79; в 1950 г. размеры самок были от 11.9 до 24.9 мм, а плодовитость — от 33 до 211, в среднем 89; в 1951 г. размеры самок стали уже от 18.6 до 24.5 мм, а плодовитость — от 28 до 117, в среднем каждая самка вынашивала 73 зародыша. Быстро растущие самки в 1949 г. имели длину тела от 25.0 до 28.6 мм и вынашивали от 108 до 161 зародыша, в среднем 136; в 1950 г. размеры самок возросли и колебались от 27.6 до 32.6 мм, а каждая самка вынашивала от 92 до 168 зародышей, в среднем 133; в 1951 г. произошло дальнейшее увеличение размеров тела икроносных самок: длина их была от 28.7 до 35.2 мм, а плодовитость — от 131 до 227, в среднем каждая самка в этом году вынашивала 184 зародыша. Этот материал еще более подтверждает высказанное предположение о некоторой биологической самостоятельности медленно и быстро растущих особей: у быстро растущих особей с 1949 по 1951 г. шло неуклонное повышение плодовитости, в то время как у медленно растущих в 1951 г. плодовитость понизилась, иными словами, эти 2 группы особей, очевидно, по-разному реагируют на воздействие одних и тех же факторов внешней среды.

В Воронке и Горле Белого моря длина тела икроносных самок колеблется от 15.6 до 25.2 мм, а плодовитость — от 32 до 122, в среднем каждая самка вынашивает (по сборам в июле—августе) 63 зародыша.

На Восточном Мурмане зимняя литоральная популяция в 1000 особей дает в разные годы от 60 до 100 тыс. экземпляров молоди.

Широкая изменчивость веса тела у различных особей одного и того же линейного размера (рис. 57) обусловлена тем, что на нашем графике отложен вес как размножающихся, так и неразмножающихся особей. Вес вынашиваемых зародышей может составлять до 33% общего веса самки, это обстоятельство главным образом и служит причиной кажущейся широкой изменчивости веса особей с одинаковой длиной тела.

Рассмотрим вопрос об изменении относительной плодовитости за 1949—1951 гг. для наиболее многочисленной группы медленно растущих особей. Средний размер самок в 1949 г. был 16.5 мм, в 1950 г. — 20.5 мм, в 1951 г. — 22.3 мм, эти размеры соответствуют весу 175, 350, 420 мг (рис. 57). Отсюда определяем, что на 1 г живого веса самки в 1949 г. образовался 451 зародыш, в 1950 г. — 247 и в 1951 г. — 174. Таким образом, для поколения 1950 г., размножавшегося в 1951 г., характерны 3 биологические особенности: резкое увеличение размеров тела, падение индивидуальной плодовитости и снижение напряженности процесса размножения. Вспомним, что это поколение обладало еще и слабой жизнеспособностью: оно погибло, не закончив размножения.

Сравнение плодовитости самок разных поколений (табл. 27) показывает, что существует обратная зависимость между размером тела (что

в данном случае соответствует скорости роста) и количеством зародышей, продуцируемых организмом на единицу своего живого веса (относительная плодовитость).

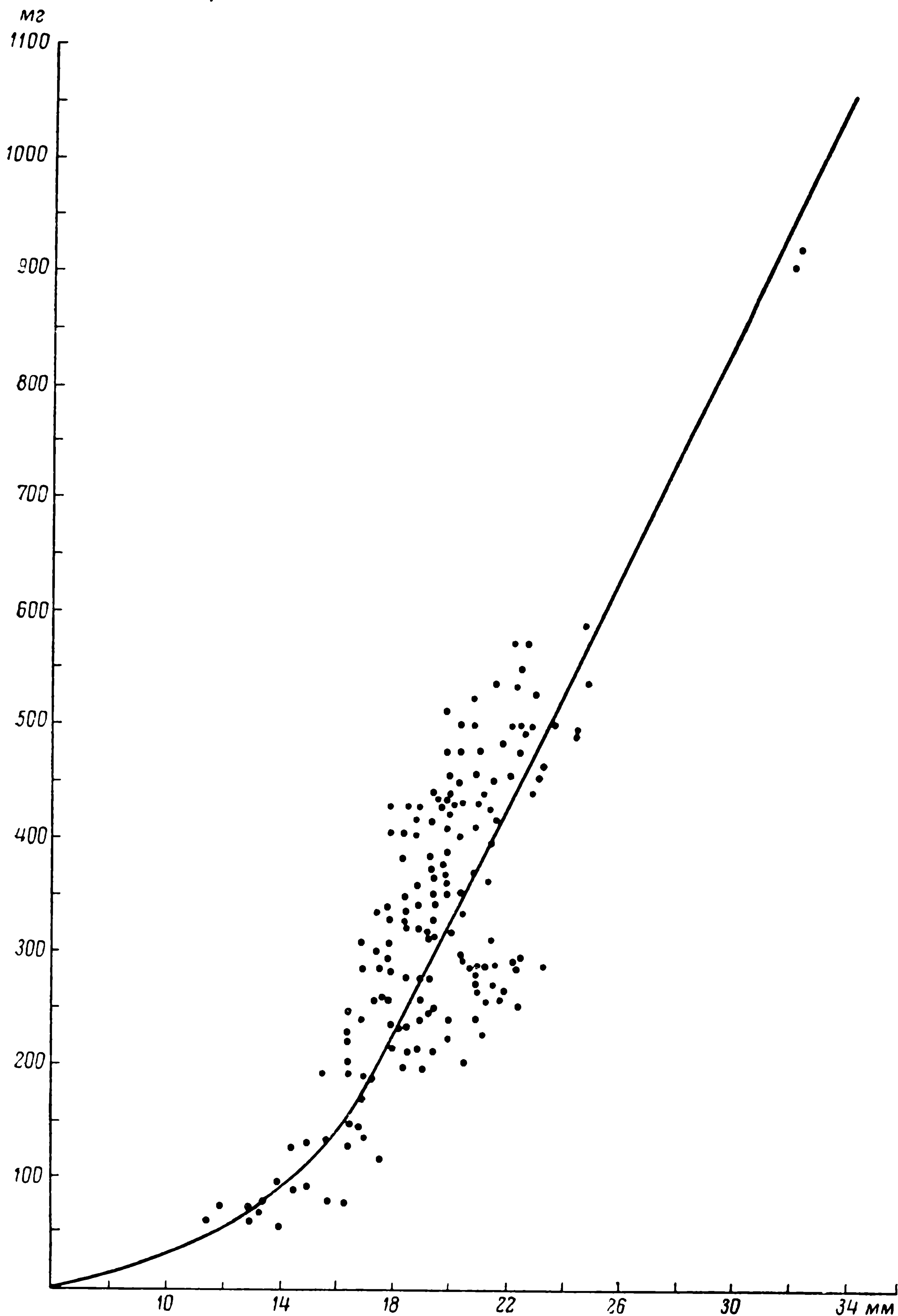


Рис. 57. Длина тела и живой вес *Gammarellus homari.*

Более крупные особи во всех случаях имеют значительно сниженную относительную плодовитость. В некоторых случаях относительная плодовитость особей с наиболее замедленным ростом в десятки раз выше по сравнению с таковой особей, росших с наивысшей скоростью.

Таблица 27

Сравнение плодовитости (индивидуальной/относительной) самок различных поколений *Gammarellus homari*, обитающих в нижнем отделе литорали на полуоткрытых берегах Восточного Мурмана

Длина тела (мм)	Средний вес (мг)	1949 г.		1950 г.		1951 г.	
		быстро растущие	медленно растущие	быстро растущие	медленно растущие	быстро растущие	медленно растущие
34—36	1125	—	—	—	—	192/171	—
32—34	905	—	—	144/158	—	176/194	—
30—32	780	—	—	161/206	—	184/233	—
28—30	660	161/244	—	101/153	—	183/277	—
26—28	555	137/247	—	92/166	—	—	—
24—26	500	122/244	—	—	98/196	—	93/186
22—24	430	—	—	—	82/191	—	83/194
20—22	350	—	82/234	—	110/314	—	60/171
18—20	265	—	85/321	—	103/389	—	47/177
16—18	167	—	71/425	—	88/527	—	—
14—16	105	—	28/267	—	66/629	—	—
12—14	62	—	46/742	—	49/790	—	—
10—12	35	—	—	—	92/2629	—	—

Таким образом, биологические особенности *G. homari* в районе наших исследований состоят в следующем.

1. На Восточном Мурмане, в Воронке и в северной части Горла Белого моря *G. homari* образует значительные поселения среди литоральных водорослей открытых и полузакрытых берегов, а иногда опускается и в заросли ламинарий.

Южнее Горла Белого моря этот вид обнаружен в Кандалакшском заливе на глубине 2—3 м среди зарослей фукоидов.

На Восточном Мурмане, в Воронке и в северной части Горла Белого моря *G. homari* живет при колебаниях температуры от —1.5° до +12° и при солености не ниже 30‰. Южнее Горла Белого моря он встречен при температуре от —1.4 до +16° и при солености 24—30‰.

2. В популяции *G. homari* на Восточном Мурмане установлено наличие двух биологически обособленных поколений: быстро и медленно растущих особей, рождающихся в начале весны. Продолжительность жизни обоих поколений одинакова — около одного года, но быстро растущие особи к концу жизни достигают длины 36 мм, а медленно растущие — только 25 мм. Половая зрелость обоих поколений наступает в возрасте 8—11 месяцев, каждая самка размножается один раз в жизни. Как редкое исключение единичные самки могут размножаться вторично. Возможно, что иногда небольшое количество особей быстро растущего поколения может достигать половой зрелости в возрасте около 3 месяцев.

3. Икрометание на Восточном Мурмане обычно протекает с декабря по май при температуре воды от —1.5 до +4°, а рождение молоди — с февраля по май при тех же температурах.

В редких случаях на Восточном Мурмане и всегда в Воронке и Горле Белого моря размножение продолжается еще в июле и августе при температуре воды до 9.4°

4. Плодовитость и размеры самок быстро и медленно растущих поколений различна: самки медленно растущего поколения имеют длину тела от 11.9 до 24.9 мм, в разные годы и на различных участках Восточного Мурмана вынашивают в среднем от 79 до 89 зародышей; самки быстро растущего поколения имеют длину тела от 25.0 до 35.2 мм и среднюю плодовитость от 133 до 184 зародышей.

Зимняя популяция в 1000 особей на Восточном Мурмане за период размножения дает 60—100 тыс. молоди.

Относительная плодовитость самок увеличивается по мере замедления скорости их роста и уменьшения размеров тела.

Gammarus locusta (Linnaeus)

Сведения о биологии *G. locusta* разбросаны во множестве работ (Aurivillius, 1898; Schellenberg, 1942; Jones, 1948; Spooner, 1948, и др.), из которых можно узнать, что этот вид на протяжении всего своего ареала (от Средиземного и Черного морей до Новой Земли) обитает или на литорали, или в прибрежной полосе на глубине нескольких метров; в тех частях ареала, где имеется хорошо развитая литораль, он живет только на ней. *G. locusta* в Северном море заходит в эстуарии рек и выдерживает там снижение солености до 5—6 $^0/_{00}$, то же самое наблюдается и в Балтийском море. Икряные самки в Скагерраке добывались в феврале (были ли они в другие месяцы?). У южных берегов Англии самки длиной 20 мм вынашивали 235 яиц, а длиной 16 мм— 230 яиц. Наиболее обстоятельно изучена биология этого вида в датских водах Блегвадом (Blegvad, 1922). В датских водах Северного моря *G. locusta* имеет продолжительность жизни около одного года. Размножение идет беспрерывно с января до октября. Каждая самка в течение всего периода размножения может дать от 4 до 7 генераций. Молодь, родившаяся до мая, заканчивает свой жизненный цикл и отмирает до наступления зимы, позднее родившиеся особи зимуют и живут до следующего года. Самки, размножающиеся в январе, имеют длину тела от 10 до 15 мм, а в августе — от 6 до 12 мм. Наиболее крупные самки с зародышами встречены в мае (21 мм). Вообще самые крупные самки имели длину 23 мм, а самцы — 33 мм. Индивидуальная плодовитость колебалась от 8 до 152 зародышей, обычно с увеличением размеров самки увеличивается и плодовитость. Период инкубации зимой продолжается около месяца, а летом может завершаться в течение 11—12 дней. Летом рост идет быстрее, чем зимой.

Недостаток работы Блегвада состоит в том, что он ограничился изучением сезонных явлений в жизни *G. locusta* и вовсе не дал сведений о характере локальной изменчивости в биологии этого вида, что в значительной мере лишает нас возможности использовать его материалы в целях сравнения.

G. locusta служит самым банальным и самым массовым представителем фауны хорошо подвижных ракообразных литорали Баренцева и Белого морей. На всем протяжении района наших исследований он населяет литораль от этажа *Balanus balanoides* до границы отлива. Лишь случайные, единичные особи могут опускаться в сублитораль до глубины 8—20 м. Особенно большие скопления он образует под камнями или под водорослями на Восточном Мурмане, в Воронке и Горле Белого моря. Летом 1946 г. на некоторых участках регулярно опресняемых илисто-песчанистых пляжей плотность скоплений этого вида достигала 25 640 особей на 1 м^2 с биомассой 1348.4 г (Кузнецов, Матвеева, 1948). В Бассейне и в заливах Белого моря численность *Gammarus locusta* заметно снижается и подобных скоплений там никогда не встречалось.

На Восточном Мурмане *G. locusta* почти безвыходно в течение круглого года живет под камнями и лишь летом иногда поселяется под плотным слоем литоральных фукоидов, кроме этого, большое количество молоди обитает в зарослях сезонных нитчатых водорослей. По характеру

питания он может быть отнесен к типичным падальщикам, охотно пожирающим трупы различных животных, тем не менее в наши ловушки с приманкой на мясо или рыбу никогда не попадался, если не считать случайных, единичных особей, встречавшихся иногда среди массы *Anonyx nugax*. На Белом море это положение существенно меняется: в течение летнего периода, как и на Мурмане, *Gammarus locusta* безвыходно живет под камнями, но осенью после образования ледяного покрова выходит из своих убежищ и свободно передвигается по открытой поверхности литорали. До самой весны животные ведут активный образ жизни и в массе попадаются в ловушку с приманкой на мясо или рыбу, обнаруживая закономерные суточные изменения активности, свойственные *Anonyx nugax*.

Такое различие в поведении одного и того же вида в двух соседних морях объясняется разными условиями его существования. Мурманская литораль, за крайне редким исключением, никогда льдом не покрывается, и низкие температуры воздуха в отлив вызывают здесь часто обледенение литоральных камней и водорослей. В прилив из-за сильного охлаждения грунта за время отлива начинается процесс кристаллизации воды и резкого снижения ее температуры, сопровождающийся повышением солености. В результате этого в губах и заливах прибрежная полоса шириной в несколько метров представляет собой густую смесь ледяных кристаллов с водой, температура которой падает до —3°, а соленость поднимается до 40 ‰ и выше.

Во время прилива летом *Gammarus locusta* удерживается под камнями опасностью быть схваченным различными хищниками, среди которых на первом месте стоит молодь тресковых рыб, а в отлив — опасностью высыхания. Зимой в прилив он удерживается под камнями крайне низкой температурой окружающей воды и опасностью механических повреждений под действием находящейся в постоянном движении смеси воды и ледяных кристаллов. Эти обстоятельства заставляют основное ядро популяции всегда оставаться в своем убежище, где особи находят все необходимые для себя условия жизни. Далее мы увидим, как беспощадно истребляются все особи при попытках укрепиться в более открытых местообитаниях.

В соответствии с этим здесь находятся и сезонные колебания численности. На многослойных каменистых россыпях, где отрицательное действие перечисленных факторов практически снижается, численность остается почти неизменной в течение круглого года. На открытых илистопесчаных пляжах, особенно при наличии регулярных колебаний солености, летом численность стоит на очень высоком уровне, а зимой нередко падает до нуля. На илистых и опресняемых пляжах, где зимой образуется ледяной покров, наблюдается обратное: зимой из-за теплоизолирующей роли льда численность заметно возрастает, а летом из-за отсутствия благоприятных убежищ снижается. Здесь сказывается непосредственное влияние сильного заиления грунта, так как наличие ила сильно ухудшает газовый режим в узких пространствах под камнями, служащих обычно убежищем *G. locusta*, и не дает ему возможности жить под водорослями. Основными типами колебания численности на Восточном Мурмане служат первые два из перечисленных.

Другое дело на Белом море, на участках, расположенных южнее Горла. В начале ноября литораль покрывается льдом и условия жизни на ней резко меняются на весь период зимы. Характерное для Мурмана обмерзание камней и водорослей, образование полосы переохлажденной воды, прибой здесь не имеют места. Подо льдом как в малую, так и в в полную воду господствуют почти неизменные температуры около —0.7——1.0° В это время года существование *G. locusta* под камнями

Таб

Размерный состав летней популяции в 1000 особей *Gammarus locusta*

(Длина тела (мм)	Восточный Мурман												губа
	бухта Оскара	мыс Пробный	бухта Аварийная	о. Большой Харлов			губа Ярнышная		губа Дроздовка	губа Каковиха	кут губы Каковихи	около дер. Кашкаранцы	
				южный берег	северный берег	кут	около бухты Бобровой	около Красной скалы					первый ковш
36—38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
34—36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32—34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0
30—32	0	0	32	0	27	0	0	0	0	41	0	0	0
28—30	0	0	20	10	22	0	0	53	0	54	0	0	0
26—28	0	0	77	79	136	35	36	0	0	58	0	0	0
24—26	11	22	38	203	155	99	179	53	0	111	0	0	0
22—24	6	109	154	142	186	162	295	105	43	154	37	14	0
20—22	97	109	233	153	232	225	142	158	290	176	166	106	15
18—20	193	196	58	169	97	127	20	131	377	136	204	119	116
16—18	290	390	192	129	97	148	161	368	174	119	204	186	176
14—16	256	152	115	112	22	162	89	132	116	103	223	233	176
12—14	102	22	20	3	11	42	18	0	0	29	148	99	224
10—12	23	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	112	192
8—10	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	52	87
6—8	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	30	7
4—6	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	50	0
2—4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7

невозможно и не вызывается необходимостью. Благодаря сильному заилению под камнями в условиях изоляции литорали от внешней среды развивается сероводородное брожение, что не дает возможности занимать эти местообитания. Вместе с тем отсутствие заметных колебаний температуры, прибоя и хищников позволяет существование вне обычных убежищ. В результате этого *G. locusta* выходит на поверхность литорали, и на весь период зимы его надежным убежищем, вмещающем в себя практически неограниченное количество особей, становится вся приливо-отливная зона.

G. locusta крайне чувствителен к очень низким температурам, а замораживания, даже очень кратковременного, почти не выдерживает. В наших опытах особи этого вида неизменно погибали даже при пятиминутном замораживании на открытом воздухе при температуре —6°. При замораживании в воде при температуре льда —6° уже через 30 мин. погибают до 80% особей, а при замораживании в течение 2 час. погибают все.[1] Кратковременное замораживание в воде (15—20 мин.) не смертельно и обычно для всех особей заканчивается благополучно.

Совершенно иное отношение наблюдается к различным соленостям. При солености 0.60 $^0/_{00}$ *G. locusta* не обнаруживает никаких признаков угнетения и может жить бесконечно долгое время. Тогда как при солености 38 $^0/_{00}$ уже в течение 30 час. погибает до 60% особей, — а еще через 6 час. погибают все. Следовательно, этот вид терпимо относится к колебаниям солености в сторону понижения от нормы и плохо переносит изменения в сторону ее повышения. Все это дает возможность широкого расселения его вдоль всех побережий Восточного Мурмана и большей

[1] По материалам Ю. И. Полянского, *G. locusta* обладает значительно большей способностью переносить замораживание, но оживление замерзших особей продолжается в течение 4—5 час. после медленного оттаивания. Такие условия для оттаивания в природе встречаются крайне редко.

лица 28

на различных участках литорали Восточного Мурмана и Белого моря

Белое море													
Падан			о. Жижгин										
устье	около Крестовой горы	губа Гридино устье	юго-западный берег	северный берег	восточный берег	Шоглы	о. Кондостров, юго-западный берег	о. Соловецкий, западный берег	губа Кислоха	губа Пушлахта, устьевая часть	около дер. Лямца	о. Салтыкова	о. Анзерский, северный берег
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	10	0	0	0	0	0	16	0	0	10	5
0	0	0	11	0	0	0	0	8	26	0	0	10	9
0	0	0	53	0	0	0	10	59	32	0	0	0	14
0	7	0	106	94	16	0	120	92	68	22	6	10	70
12	7	4	205	106	69	0	250	126	172	66	77	21	99
59	15	100	170	201	177	36	130	101	112	121	164	23	164
126	105	151	127	189	128	55	120	34	156	56	174	127	89
267	118	121	117	221	196	62	180	202	177	73	112	153	160
218	245	78	106	177	286	191	150	176	99	129	130	325	211
59	207	112	21	12	64	209	40	92	11	147	93	137	113
74	200	183	90	0	37	354	0	34	26	204	167	74	66
59	52	100	11	0	24	73	0	34	0	104	71	10	0
67	7	82	32	0	42	0	0	42	0	73	6	0	0
59	15	60	21	0	21	0	0	0	0	5	0	0	0
0	22	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

части побережий Белого моря, где изменения солености обычно идут именно в сторону снижения против нормальной.

Указанные обстоятельства приводят к тому, что колебания численности в Белом море всюду принимают характер, свойственный покрывающимся на зиму льдом и опресняемым илистым пляжам кутовых частей губ Восточного Мурмана, т. е. в течение зимы численность здесь резко возрастает и столь же резко падает летом, а на многих участках губ этот вид вовсе исчезает.

Совершенно особые условия создаются в Воронке и Горле Белого моря (на Терском берегу). Заиление здесь почти отсутствует, обширные каменистые россыпи при наличии зимнего ледяного покрова представляют собой по существу неограниченное местообитание. В результате этого численность здесь достигает самых высоких показателей в течение круглого года: сотни и тысячи особей скопляются под каждым камнем и даже под водорослями. Нельзя забывать еще один фактор, благоприятствующий повышению численности, — это малое количество рыбы.

Широкий экологический и географический ареал *G. locusta* вовсе не означает его безразличного отношения к различным условиям жизни, мы уже видели, как размах и характер колебаний численности зависят от окружающей среды. Влияние условий внешней среды обнаруживается и при сравнении размерного состава популяций, населяющих различные местообитания Восточного Мурмана и Белого моря (табл. 28).

Размерный состав популяции на каждом участке своеобразен, и по существу нет двух участков с одинаковыми размерами особей. Однако при всем этом разнообразии можно заметить общую тенденцию к измельчанию особей, обитающих южнее Горла Белого моря. Наиболее крупные особи населяют литораль Воронки и Горла Белого моря, затем — побережья Восточного Мурмана и острова Белого моря.

Таблица 29

Размерный состав популяции в 1000 особей *Gammarus locusta* в различных местообитаниях на литорали Восточного Мурмана, май—июнь 1949 г.

Длина тела (мм)	Каменистые россыпи, опреснение практически отсутствует, летнее прогревание и зимнее охлаждение наименьшие и слабые		Илисто-песчанистые пляжи закрытых берегов, сильное охлаждение зимой и хорошее прогревание летом		Илистые пляжи закрытых берегов, прибой отсутствует, регулярное опреснение зимой и сильное прогревание летом, зимой ледяной припай
	хорошо промытые каменистые россыпи открытого берега, прибой	закрытые берега, подстилающий грунт заметно заилен, прибой ослаблен	прибой отсутствует, сильное опреснение, зимой часто ледяной припай	прибой ослаблен, опреснение практически отсутствует	
30—32	16	0	0	0	0
28—30	26	0	0	0	0
26—28	73	0	35	0	36
24—26	112	11	99	11	179
22—24	147	76	162	6	295
20—22	203	200	225	97	142
18—20	114	237	127	193	80
16—18	197	282	148	290	161
14—16	95	134	162	256	89
12—14	8	10	42	102	18
10—12	4	0	0	28	0
8—10	0	0	0	17	0
6—8	4	0	0	0	0
4—6	1	0	0	0	0

На Восточном Мурмане наиболее крупные особи обитают на каменистых россыпях открытых берегов в условиях сильного прибоя (играющего в отношении *G. locusta* роль фактора непрерывного смачивания) и минимальных суточных и сезонных колебаний температуры и солености. Самые мелкие особи обитают на каменистых россыпях и илисто-песчанистых пляжах закрытых берегов в условиях больших сезонных колебаний температуры, сильно ослабленного прибоя и некоторого заиления подстилающего грунта. Размеры особей несколько возрастают на илисто-песчанистых и илистых пляжах при наличии регулярных колебаний солености, образования зимнего ледяного припая и более сильного летнего прогревания (табл. 29).

При рассмотрении участков литорали Белого моря (июнь—июль 1949 и 1950 гг.) имеем размерный состав, указанный в табл. 30.

Все эти участки подвержены воздействию такого фактора, как длительный зимний ледяной припай, который выступает здесь не только в роли теплоизолятора, предохраняющего литоральных обитателей от воздействия низких температур воздуха во время отлива, но и в роли источника сильного весеннего опреснения: при таянии льда многие литоральные животные при отливе находятся в почти пресной воде. Таким образом, для всех беломорских участков характерно действие по существу двух весьма важных факторов: резкого сокращения амплитуды сезонных колебаний температуры и резкого возрастания амплитуды сезонных колебаний солености. В наиболее чистом виде действие этих двух факторов проявляется на незаиляемых и хорошо промытых каменистых россыпях Воронки, Горла и некоторых открытых участков Бассейна Белого моря, в результате чего особи достигают здесь наиболее крупных размеров из всего района наших исследований. Южнее Горла

Таблица 30

Размерный состав популяции в 1000 особей *Gammarus locusta* в различных местообитаниях на литорали Белого моря, июнь—июль 1949—1950 гг.

Длина тела (мм)	Каменистая россыпь открытых берегов, сильный прибой, наименьшее прогревание летом	Каменистые россыпи закрытых берегов, прибой ослаблен, слабое заиление, сравнительно хорошее прогревание летом	Илисто-песчанистые пляжи, прибой ослаблен, заметное заиление, хорошее прогревание летом	Илистые пляжи закрытых берегов, прибой ослаблен, сильное, заиление, хорошее прогревание летом
36—38	1	0	0	0
34—36	1	0	0	0
32—34	3	0	0	0
30—32	13	0	0	0
28—30	18	0	3	0
26—28	26	0	23	0
24—26	75	6	72	7
22—24	126	23	107	34
20—22	158	73	73	104
18—20	137	128	110	128
16—18	181	177	125	121
14—16	177	205	153	186
12—14	54	110	114	180
10—12	28	124	170	132
8—10	2	59	48	77
6—8	0	50	2	27
4—6	0	39	0	2
2—4	0	6	0	2

в подавляющем большинстве случаев к действию указанных факторов примешиваются большее или меньшее заиление, ослабление прибоя и более значительное прогревание летом. Результат действия этих факторов — резкое измельчание особей. Однако по сравнению со сходными участками Восточного Мурмана нередко обнаруживается возрастание размеров беломорских особей. Например, на илисто-песчанистых пляжах на Мурмане самые крупные животные достигают 28 мм длины, а в Белом море — 30 мм. На каменистых россыпях закрытых берегов размерный состав популяции по существу одинаков в обоих морях. На Восточном Мурмане илистые пляжи представляют собой редкое исключение, тогда как в Белом море значительная часть Лямицкого, Карельского, Кандалакшского и почти весь Поморский берега представлены этими типами грунтов. Именно на илистых пляжах мы в обоих случаях и наблюдаем снижение размеров животных. Сильное заиление грунтов сказывается прежде всего на ухудшении газового режима в местообитаниях *G. locusta*, что вызывает снижение его биологической активности, проявляющейся в измельчании особей.

Не следует, конечно, забывать, что на илисто-песчанистых пляжах при прочих равных условиях летнее прогревание (особенно во время отлива) всегда более сильное, чем на любых других участках. Поэтому можно допустить, что у особей летней популяции, населяющей беломорские пляжи, половая зрелость наступает в более раннем возрасте и при более мелких размерах тела. Это ускорение темпа индивидуального развития вместе с неблагоприятным газовым режимом приводит к сокращению продолжительности жизни, в результате чего животные заканчи-

вают свой жизненный цикл, не достигнув предельных размеров. В дальнейшем мы попытаемся показать, в какой мере ускоряется индивидуальное развитие особей под влиянием усиления летнего прогревания.

Сезонные изменения размерного состава популяции являются следствием характера жизненного цикла составляющих ее особей, поэтому, прежде чем перейти к этому вопросу, рассмотрим все, что касается размножения.

Кроме некоторых морфологических отличий (строение гнатопод, наличие или отсутствие оостегитов и т. п.), самцы отличаются от самок еще и значительно более крупными размерами (табл. 31), что дает им возможность в период размножения в течение длительного времени носить за собой более мелких самок.

Таблица 31

Размерный состав групп самцов и самок в популяциях в 1000 особей *Gammarus locusta* на некоторых участках литорали, март—май

Длина тела (мм)	Баренцево море		Белое море	
	губа Дальне-Зеленецкая, каменистые россыпи	губа Ярнышная, илисто-песчанистый пляж	Кандалакшский залив, о. Лодейный	Бассейн, о. Палостров
30—32	♂ 14 + ♀ 0	—	—	—
28—30	35 + 0	—	♂ 45 + ♀ 0	♂ 12 + ♀ 0
26—28	71 + 0	♂ 36 + ♀ 0	90 + 0	8 + 0
24—26	50 + 0	179 + 0	182 + 0	13 + 0
22—24	50 + 0	295 + 0	91 + 0	20 + 0
20—22	149 + 14	71 + 71	45 + 23	66 + 8
18—20	78 + 71	0 + 80	23 + 229	90 + 33
16—18	42 + 228	0 + 161	0 + 189	74 + 143
14—16	21 + 163	0 + 89	0 + 90	33 + 259
12—14	0 + 7	0 + 18	—	17 + 126
10—12	0 + 7	—	—	20 + 37
8—10	—	—	—	16 + 21

На открытых берегах Восточного Мурмана (1946—1952 гг.) откладка самками яиц начинается в октябре при температуре воды 5—6° и заканчивается в августе будущего года при температуре воды 9—12°:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Сегментированные зародыши .	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	+	+
Вполне сформировавшаяся молодь	—	—	+	+	—		+	+	—	—	—	—

Таким образом, перерыв в размножении длится около одного месяца (сентябрь); весь процесс размножения протекает при температуре воды от 1 до 12°

На более или менее защищенных участках губ и заливов (губа Дальне-Зеленецкая, 1947—1952 гг.) откладка яиц начинается в ноябре при температуре воды 3—4° и продолжается до августа, заканчиваясь при температуре воды 10—13°. В этом случае перерыв в размножении занимает уже около двух месяцев (сентябрь—октябрь):

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+
Сегментированные зародыши	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+
Вполне сформировавшаяся молодь	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—

Весь процесс размножения протекает при температуре воды от —1.5 до +13°.

В Бассейне и заливах Белого моря (1946—1952 гг.) первые икроносные самки появляются уже в сентябре при температуре воды 2—6°; откладка яиц продолжается до июля будущего года, т. е. заканчивается при температуре 12—22°, а весь процесс размножения протекает при температурах от —1 до +22°. Перерыв в размножении занимает здесь около месяца (август):

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
Сегментированные зародыши	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+
Вполне сформировавшаяся молодь	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—

На различных участках Восточного Мурмана и Белого моря период откладки яиц может заметно меняться. На Мурмане нередко он начинается в декабре или даже в январе, а заканчивается в июле; на Белом море часто уже в июле размножающиеся самки исчезают, а вновь появляются лишь в октябре.

Рождение молоди занимает обычно более короткий период: на литорали открытых берегов Восточного Мурмана — с марта по август при температуре воды от —1 до +12°, с перерывом в течение мая; на закрытых берегах — беспрерывно с февраля по август при температуре воды от —1.5 до +13°. Таким образом, период инкубации яиц, отложенных в начале зимы, составляет около трех месяцев, а отложенных летом — не более одного месяца.

Сезонная изменчивость индивидуальной плодовитости самок в различных местообитаниях каменистых россыпей литорали Восточного Мурмана следующая (рис. 58—59):

На открытых берегах	III	IV	VI	VII
Средняя длина тела (мм)	20.3	19.9	18.0	21.4
Средняя плодовитость	49	48	44	69

На закрытых берегах	I—II	III	IV—V	VI	VII—VIII
Средняя длина тела (мм)	18.3	16.2	17.2	18.0	17.5
Средняя плодовитость	48	34	46	59	64

Из представленных материалов видно, что в течение всей зимы до апреля—мая включительно самки отличаются наименьшей плодовитостью: среднее количество вынашиваемых каждой самкой зародышей колеблется в это время года в различных местообитаниях от 34 до 49. Заметное увеличение плодовитости происходит весной: в июне среднее количество вынашиваемых самкой зародышей поднимается до 44—59. Еще более сильное увеличение плодовитости обнаруживается в конце периода размножения: в июле—августе каждая самка вынашивает уже от 64 до 69 зародышей. Легко сделать вывод о том, что увеличение плодовитости весной и летом вовсе не обязательно сопровождается увеличением размеров тела размножающихся самок: нередко возрастанию плодовитости сопутствует уменьшение размеров тела размножающихся самок. Таким образом, общим выводом о характере зависимости количества откладываемых самкой яиц от направления сезонных изменений в условиях окружающей среды пока может быть лишь заключение о том, что повышение

температуры воды и воздуха вызывает увеличение индивидуальной плодовитости, не всегда сопровождаемое увеличением размеров тела размножающихся самок.

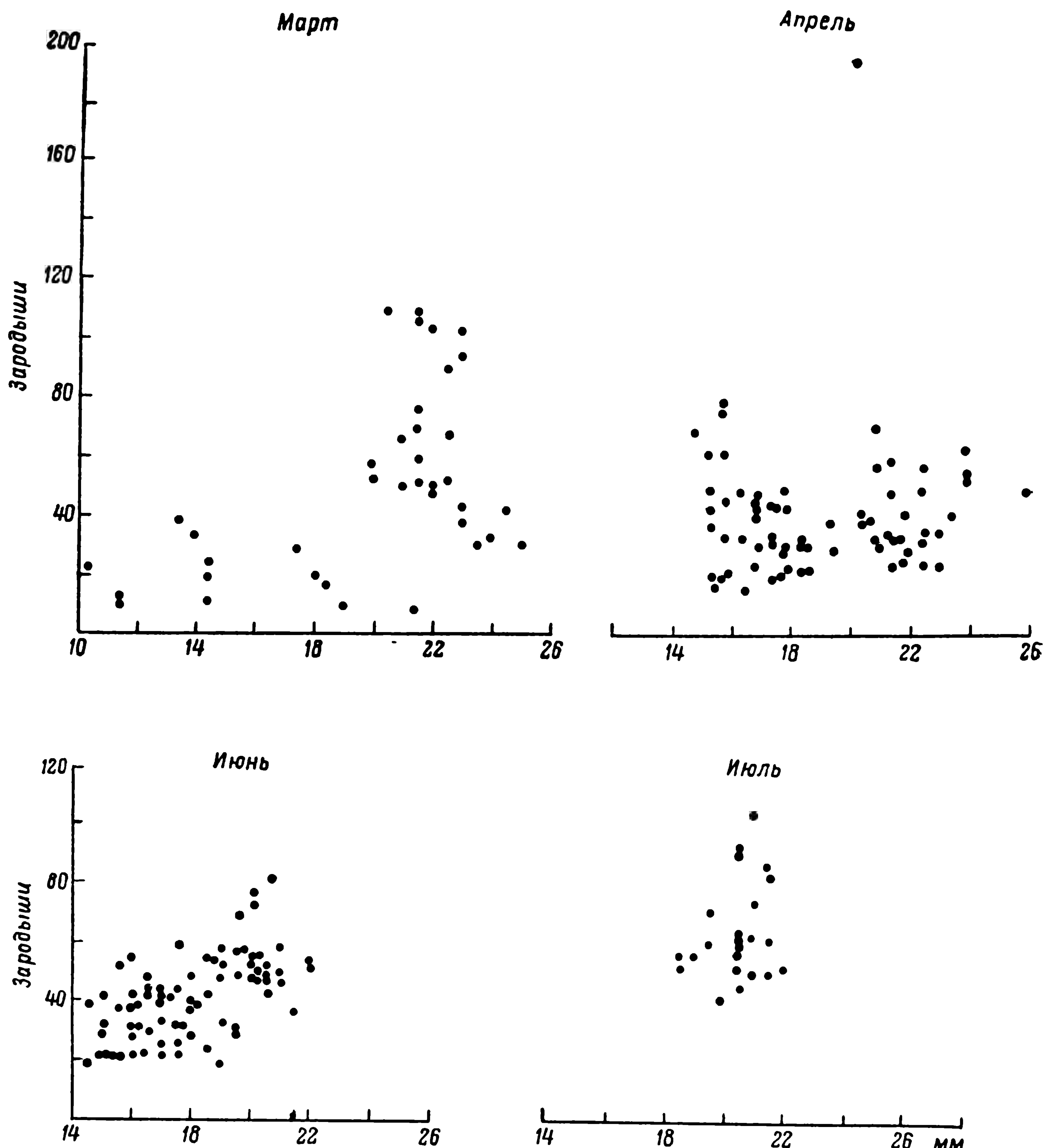


Рис. 58. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Gammarus locusta*, обитающих на каменистых россыпях литорали открытых берегов Восточного Мурмана.

На каменистых россыпях литорали Воронки и Горла Белого моря мы смогли провести лишь летние наблюдения (рис. 60):

	VI	VII	VIII
Средняя длина тела	. 21.5	18.7	20.8
Средняя плодовитость .	. 102	75	73

Наиболее высокая плодовитость здесь в июне, т. е. сразу же после вскрытия льда; в июле и в августе плодовитость последовательно снижается. Иными словами, снижение плодовитости идет вместе с усилением степени летнего прогревания, т. е. наблюдается явление, обратное тому, что было указано для литорали Восточного Мурмана. Такое положение

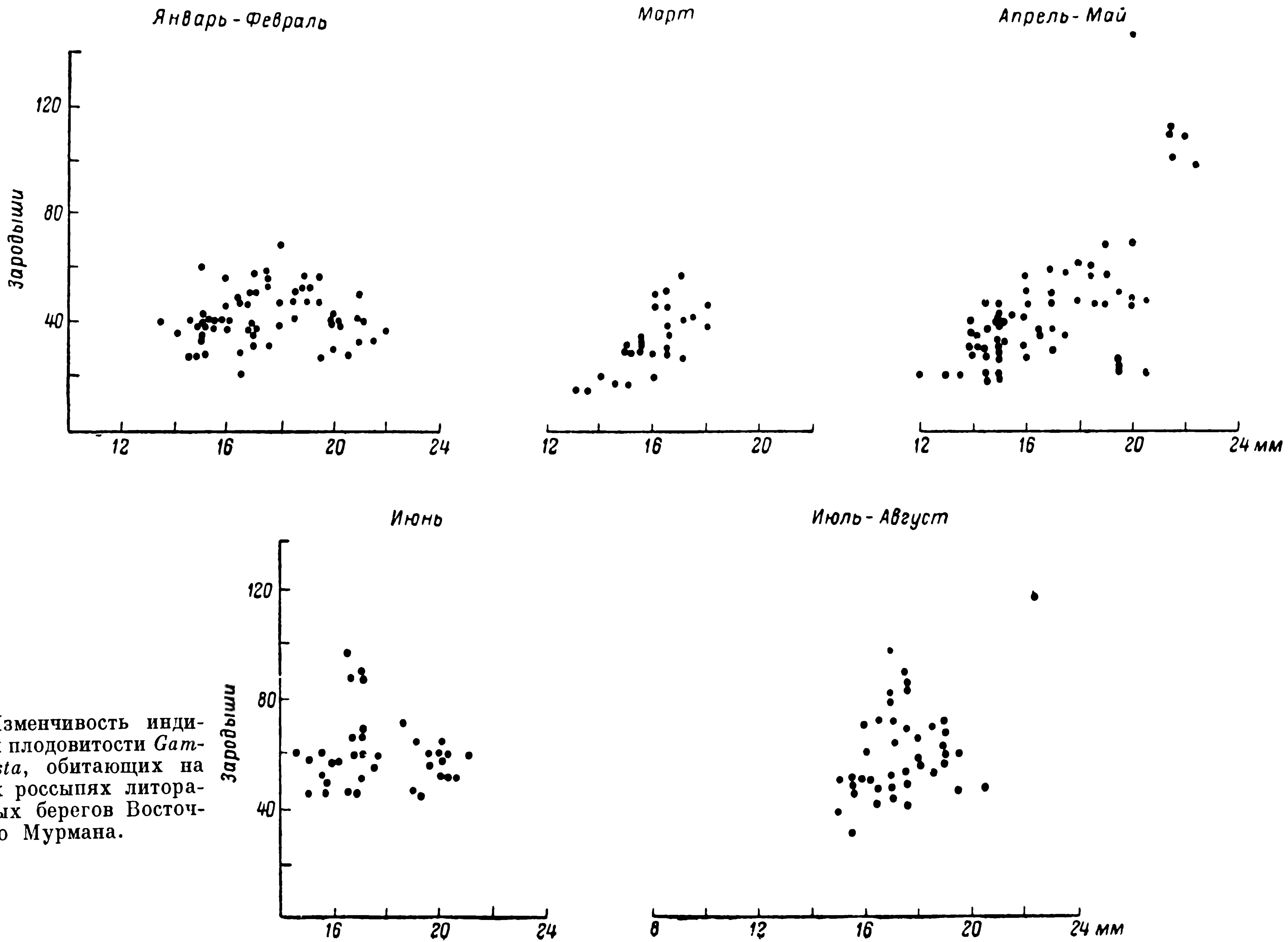


Рис. 59. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Gammarus locusta*, обитающих на каменистых россыпях литорали закрытых берегов Восточного Мурмана.

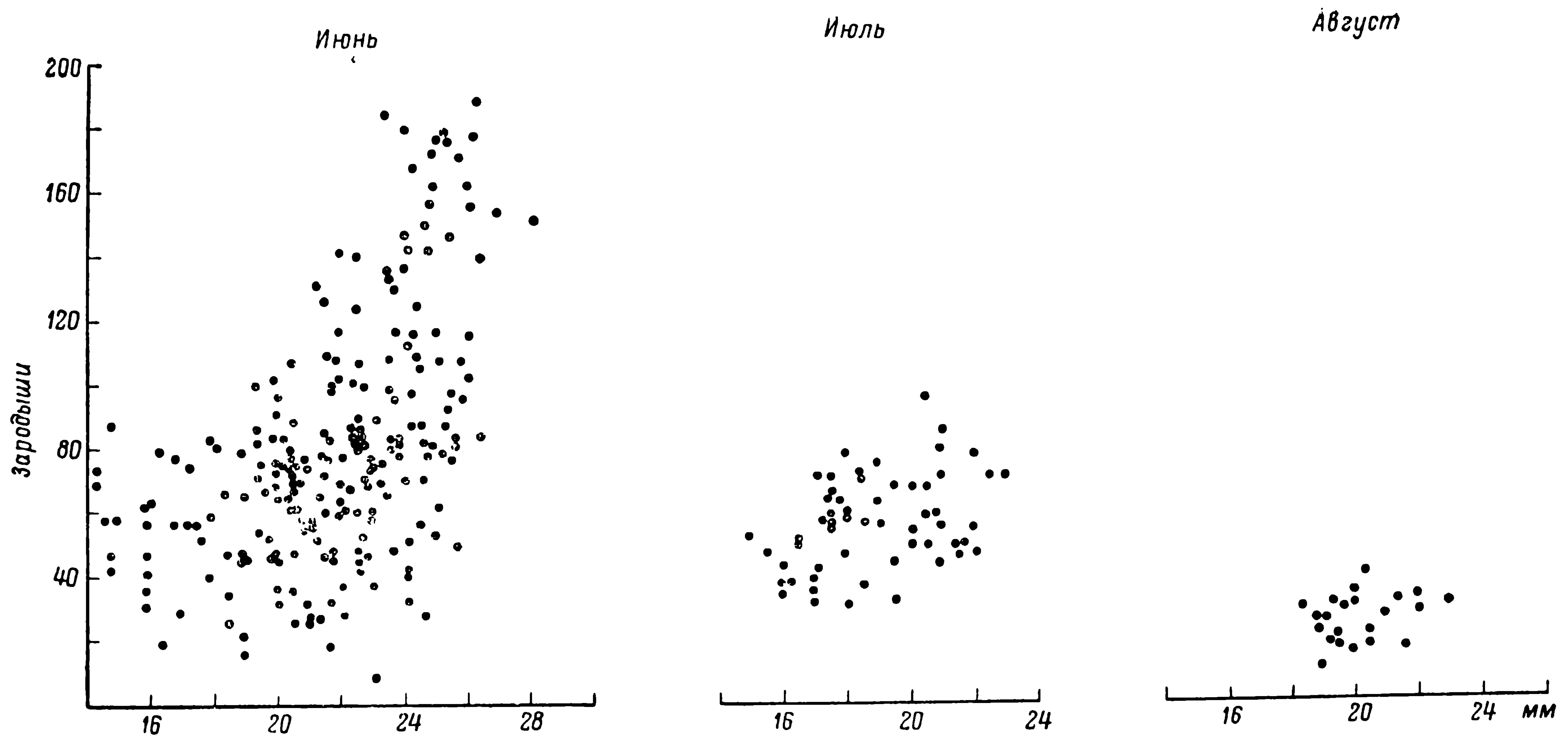


Рис. 60. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Gammarus locusta*, обитающих на каменистых россыпях литорали открытых берегов Воронки и северной части Горла Белого моря.

еще более наглядно представлено южнее Горла. На каменистых россыпях хорошо прогреваемых летом участков литорали Кандалакшского залива (Карельский и Кандалакшский берега и острова западной части Кандалакшского залива) с октября и до конца мая плодовитость самок остается по существу неизменной:

	X	III	V	VII
Средняя длина тела (мм)	15.3	15.8	17.1	14.8
Средняя плодовитость	45	40	43	22

Наблюдается лишь увеличение размеров тела размножающихся самок: средняя длина их тела с 15.3 мм в октябре поднимается до 17.1 мм

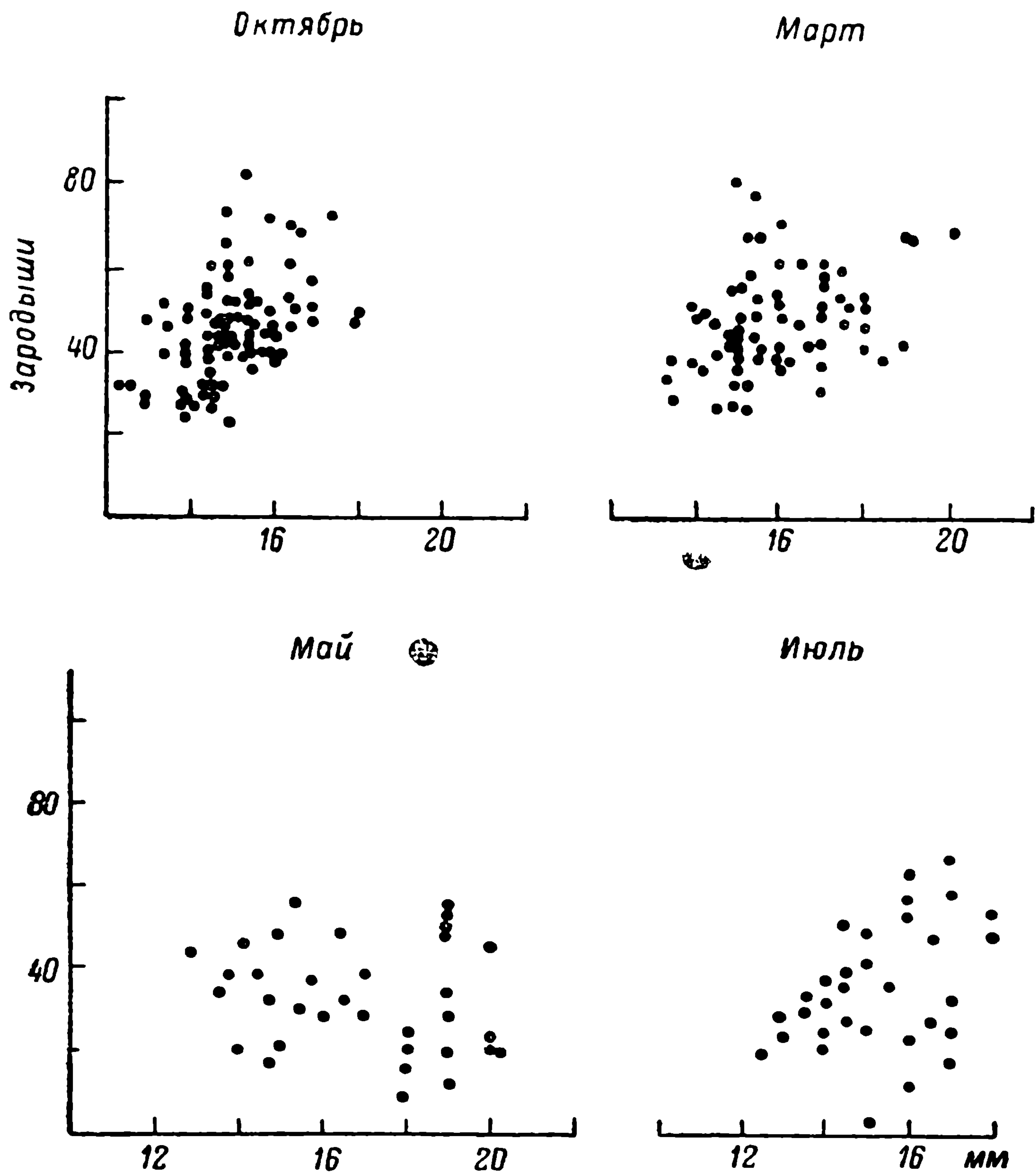


Рис. 61. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Gammarus locusta*, обитающих на каменистых россыпях в Белом море. Хорошо прогреваемые участки литорали полуоткрытых берегов Кандалакшского залива.

в мае (рис. 61). В течение лета происходит резкое снижение размеров тела и плодовитости самок: средняя длина тела к концу периода размножения в июле падает до 14.8 мм, а плодовитость — до 22. Подобное же положение замечено и на менее прогреваемых летом участках литорали открытых берегов Бассейна Белого моря (рис. 62). Поэтому можно считать прочно установленным, что сезонные изменения плодовитости гаммарусов на Восточном Мурмане и в Белом море идут в противоположных направлениях: на Восточном Мурмане наиболее высокая плодовитость наблюдается в конце сезона размножения — летом, а в Белом море — в течение первой половины периода размножения, т. е. зимой.

Интересно, что региональные изменения плодовитости самок на Восточном Мурмане и в Белом море также идут в противоположных направлениях.

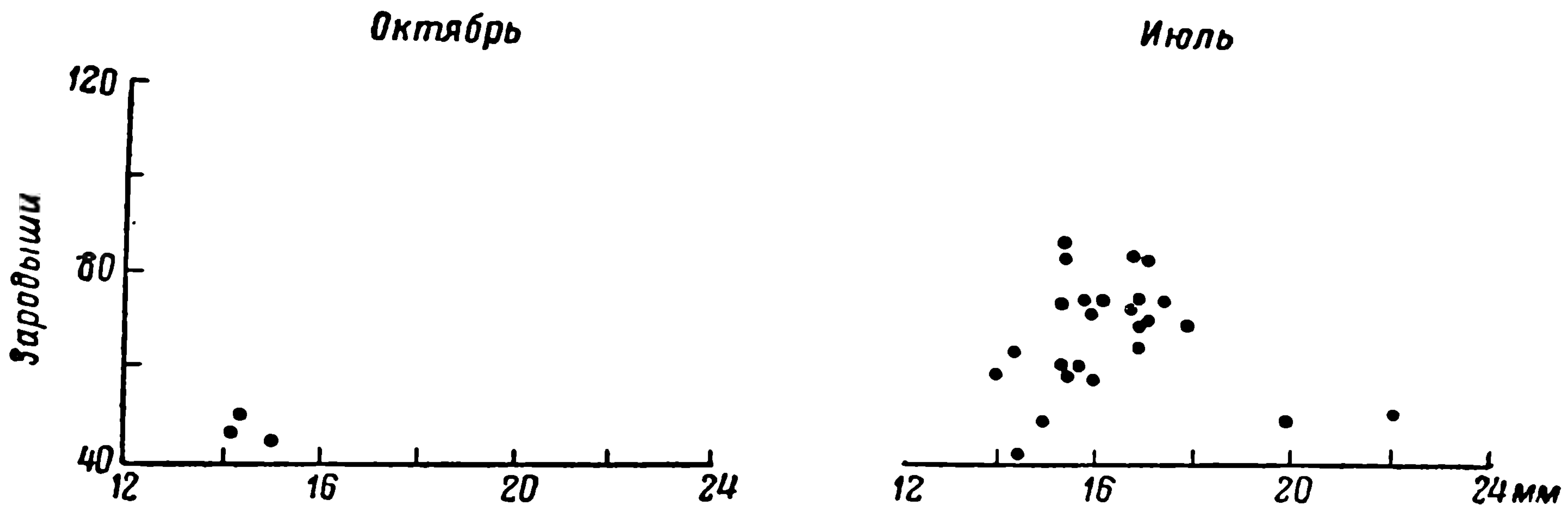


Рис. 62. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Gammarus locusta*, обитающих на слабо прогреваемых участках литорали Бассейна Белого моря.

Летнее прогревание воды и воздуха при прочих равных условиях, как уже сказано, тем сильнее, чем дальше от открытого моря расположен тот или иной участок литорали. Следовательно, на Восточном Мурмане индивидуальная плодовитость размножающихся летом самок на хорошо

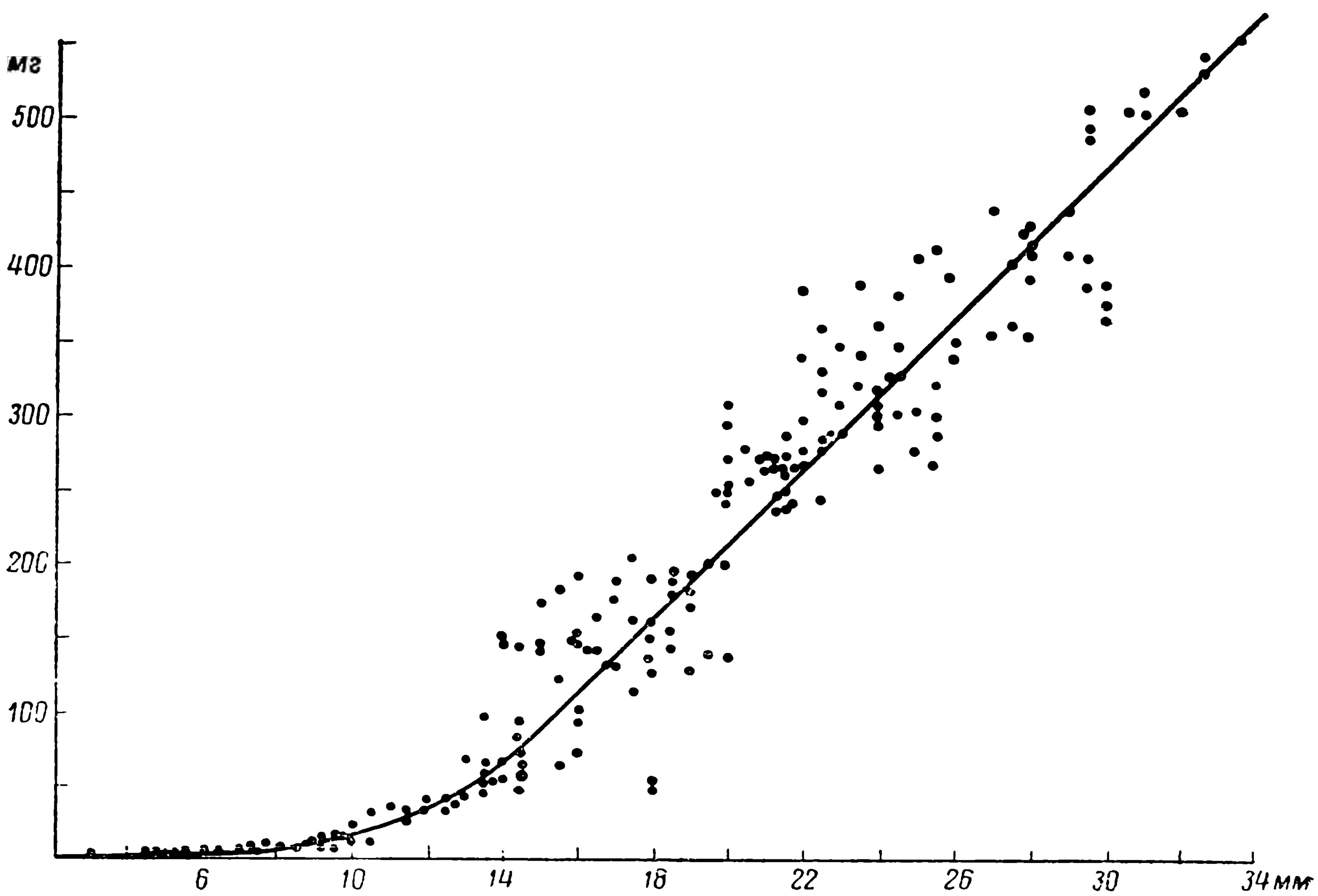


Рис. 63. Длина тела и живой вес *Gammarus locusta*.

прогреваемых кутовых участках губ составляет в среднем 73 зародыша, а на наименее прогреваемых участках открытого побережья — только 44 (рис. 63).

В Белом море наименьшее летнее прогревание наблюдается на литорали открытых берегов Воронки и Горла, здесь же и наиболее высокая плодовитость гаммарусов (рис. 64). Наиболее высоким летнее прогревание

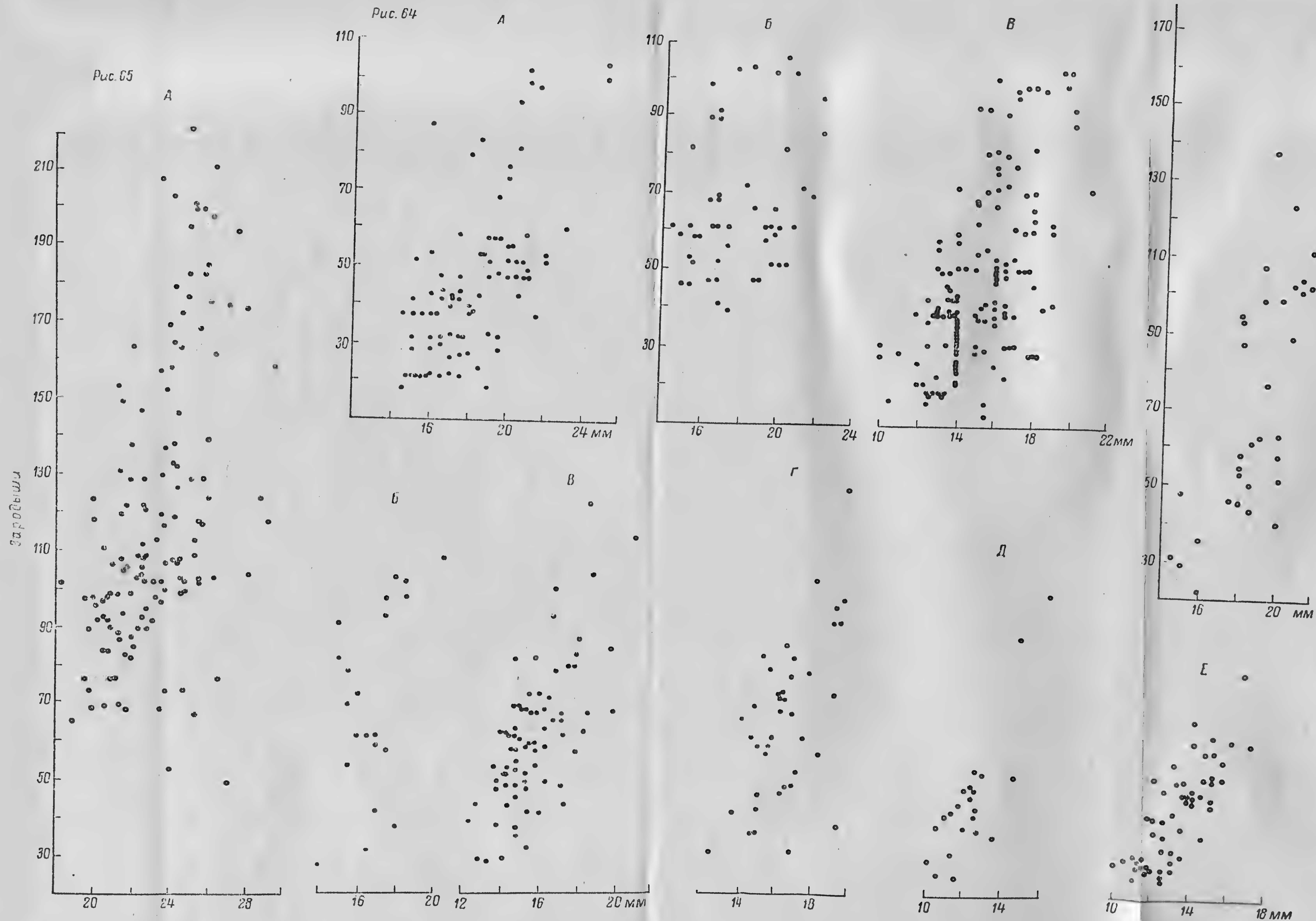


Рис. 64. Изменчивость индивидуальной плодовитости особей июньской популяции *Gammarus locusta*, населяющих различные местообитания литорали Восточного Мурмана.

А — каменистые россыпи на открытых участках: 18.3 мм — 44 зародыша. *Б* — многослойные каменистые россыпи на закрытых участках: 18.0 мм — 59 зародышей. *В* — илисто-песчанистые пляжи на закрытых участках: 15.6 мм — 59 зародышей. *Г* — илисто-песчанистые пляжи в кутовых участках губ. Регулярные и резкие колебания солености: средняя длина тела 18.3 мм, средняя плодовитость 73 зародыша.

Рис. 65. Изменчивость индивидуальной плодовитости особей июньской популяции *Gammarus locusta*, населяющих различные местообитания литорали Белого моря.

А — каменистые россыпи в Воронке: средняя длина тела 23.3 мм, средняя плодовитость 118 зародышей. *Б* — каменистые россыпи на полуоткрытых участках Кандалакшского берега: 16.8 мм — 70 зародышей. *В* — то же, в северной части Онежского залива: 16.4 мм — 58 зародышей. *Г* и *Д* — то же островов средней части Онежского залива: 16.6 мм — 55 зародышей и 14.1 мм — 36 зародышей. *Е* — илисто-песчанистые пляжи на закрытых участках Кандалакшского залива: 12.4 мм — 29 зародышей.

оказывается на закрытых участках илисто-песчанистых пляжей, где плодовитость по сравнению с особями из Воронки и Горла уменьшается более чем в 4 раза.

Пользуясь графиком на рис. 63, легко определить вес самки при любой длине ее тела. Средний вес размножающейся самки в Воронке Белого моря около 288 мг, а плодовитость (в июне), как мы уже знаем, 118 (рис. 64), следовательно, на каждый грамм живого веса самка откладывает летом 409 яиц. На наиболее сильно прогреваемых участках литорали Белого моря средний вес размножающейся самки около 37 мг, а плодовитость — 29 (рис. 65). На каждый грамм живого веса здесь развивается уже 600 зародышей. Таким образом, повышение температуры окружающей среды способствует здесь ускорению полового созревания (самки достигают половой зрелости при более мелких размерах тела) и повышению относительной плодовитости, хотя индивидуальная плодовитость при этом резко сокращается.

На Восточном Мурмане в кутовых участках губ средний вес размножающихся летом самок составляет около 168 мг, а количество вынашиваемых зародышей — 73. На 1 г живого веса самка откладывает 438 яиц. На каменистых россыпях открытых берегов при том же размере тела каждая самка откладывает только 44 яйца, т. е. 264 на каждый грамм живого веса. Иными словами, на Восточном Мурмане, в отличие от Белого моря, изменения индивидуальной и относительной плодовитости идут в одном направлении: снижению индивидуальной плодовитости сопутствует и падение относительной плодовитости. Следовательно, в обоих водоемах повышение температуры окружающей среды способствует усилению деятельности гонады в значительно большей мере, чем росту тела.

Сравнение относительной плодовитости самок из различных популяций на каменистых россыпях литорали показывает, что практически во всех случаях увеличению размеров тела сопутствует падение относительной плодовитости самок. (табл. 32).

В приведенных примерах бóльшая часть размножающихся самок имеет одинаковый возраст, следовательно, различия в размерах их тела обусловлены преимущественно только различиями в скорости роста. Имея это в виду, нетрудно понять, что внутри каждой популяции ускорение роста неизменно сопровождается уменьшением репродуктивной способности особи, что и проявляется в снижении ее относительной плодовитости.

Сезонные изменения размерного состава популяции обусловливаются прежде всего временем появления молоди и скоростью ее роста (каменистые россыпи литорали закрытых берегов Восточного Мурмана, 1949—1950 гг.):

Длина тела (мм)	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
34—36	30	—	—	—	—	—	—	—	—
32—34	17	21	—	—	—	—	—	—	—
30—32	56	11	21	—	—		—	14	93
28—30	213	64	0	—	68	18	—	35	93
26—28	216	106	0	—	80	82	17	71	148
24—26	147	107	21	11	68	117	0	50	111
22—24	179	149	63	32	23	54	69	50	148
20—22	82	117	138	160	114	216	379	163	111
18—20	27	106	263	226	136	135	104	149	55
16—18	13	96	221	312	216	99	155	270	130
14—16	13	117	210	172	227	189	207	184	111
12—14	7	53	21	65	57	90	52	7	—
10—12	—	21	42	22	11	—	17	7	
8—10	—	32	—	—	—		—	—	
6—8	—	—	—	—	—		—	—	

Таблица 32

Сравнение (индивидуальной/относительной) плодовитости *Gammarus locusta* на каменистых россыпях литорали Восточного Мурмана и Белого моря

Местообитание	Длина тела (мм): 10—12	12—14	14—16	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26
	средний вес тела (мг): 20	46	87	133	186	235	280	327
Лето								
Восточный Мурман								
Открытые берега	—	—	37/437	44/331	59/317	49/209	32/114	64/196
Закрытые берега	—	43/935	39/448	56/421	69/379	75/329	—	—
Многослойные каменистые россыпи на закрытых берегах	—	—	55/632	69/519	82/441	82/349	—	—
Закрытые берега. Регулярные и резкие колебания солености	—	—	47/540	82/617	130/699	176/749	—	—
Воронка и Горло								
Открытые берега	—	—	90/1034	96/722	92/495	81/345	81/289	91/278
Закрытые берега	—	—	63/724	76/571	81/425	89/379	93/332	—
Белое море								
Открытые участки северного берега Бассейна	—	29/630	65/747	66/496	74/398	—	—	—
Открытые участки южного берега Бассейна	—	58/1261	51/586	54/406	69/379	78/332	—	—

Таблица 32 (*продолжение*)

Местообитание	Длина тела (мм)							
	10—12	12—14	14—16	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26
	средний вес тела (мг)							
	20	46	87	133	186	235	280	327
Закрытые берега Кандалакшского залива	31/1650	26/565	48/552	88/667	—	107/455	—	—
Закрытые участки Поморского берега	28/1400	36/783	65/747	74/519	62/333	—	—	—
Зима								
Восточный Мурман								
Открытые берега	—	14/304	38/437	28/211	46/248	59/251	63/225	—
Закрытые берега	—	25/543	43/494	47/353	56/301	78/332	82/293	—
Многослойные каменистые россыпи на закрытых берегах	—	—	—	50/376	52/279	58/247	—	—
Редкие каменистые россыпи на закрытых берегах, зимний ледяной припай.	—	—	39/448	41/308	69/371	—	—	—
Белое море								
Открытые участки Южного берега Бассейна	22/1100	32/696	41/471	56/421	54/290	—	—	—
Закрытые берега западной части Кандалакшского залива	—	14/304	35/402	50/376	52/279	—	—	—

В декабре популяция представлена наиболее крупными особями, родившимися в течение лета. В январе к ней присоединяется некоторое количество молоди, жившей до этого среди водорослей нижнего отдела литорали, одновременно с этим начинается массовая гибель наиболее крупных самцов. В течение февраля и марта вся декабрьская популяция погибает и сменяется значительно выросшей и достигшей половозрелости молодью, пришедшей сюда в январе. Размножающиеся самки декабрьской популяции основной своей массой, видимо, переходят в нижний отдел литорали, там рождают молодь и погибают. Длина тела размножающихся самок в декабре была от 18.0 до 28.0 мм, а в апреле опустилась до 10.0—20.0 мм; совершенно ясно, что к этому времени все самки, отложившие яйца в декабре, исчезли из популяции, не оставив в ней потомства.

В апреле и мае продолжается рост поколения молоди, пришедшей сюда в январе, а к концу этого периода к популяции присоединяется молодь, рожденная, очевидно, декабрьскими самками. Уже в июне происходит новая смена всей популяции: почти все самцы старой популяции погибают, а самки уходят в иные местообитания, где и рождают новое поколение молоди. В мае длина тела размножающихся самок поднялась до 12.0—24.0 мм, а в июне снова упала до 10.0—18.0 мм. Эти более мелкие самки являются достигшей половозрелости молодью, родившейся от декабрьских самок и пришедшей сюда в мае. Это поколение в августе заканчивает размножение и в течение сентября—октября сменяется молодью, родившейся в июне.

Таким образом, в данном случае смена всей популяции молодью происходила 3 раза в течение одного года. Продолжительность жизни особей, родившихся в июне, около 8 месяцев; родившихся в феврале — около 7 месяцев и родившихся в августе — около 10 месяцев, т. е. во всех случаях меньше одного года. Половозрелость наступала в первом случае в возрасте около 6 месяцев, во втором — в возрасте около 4 месяцев, в третьем — около 7 месяцев. Иными словами, прямой зависимости скорости развития от температуры воды не наблюдается. Если бы такая зависимость была, то наиболее быстро развивающимися должны были быть особи, родившиеся в июне, тогда как на самом деле скороспелыми являются родившиеся в феврале. Это станет понятным, если сопоставить суммы средних месячных температур воды и воздуха за период от рождения до достижения половозрелости у каждого из трех поколений.

Сумма средних месячных температур воды для особей, родившихся в июне, будет равна 37.7°, для родившихся в феврале 4.3° и для родившихся в августе 31.7°. Сумма средних месячных температур воздуха соответственно была 35.8,—21.2 и —5.6°. Амплитуда температурных колебаний (по средним месячным) для воды была 3.6, 1.9 и 7.5°; для воздуха: 8.1, 2.6 и 7.5°. Здесь же обнаруживается полное совпадение амплитуды температурных колебаний со скоростью развития: чем меньше амплитуда колебаний температуры, тем быстрее наступает половозрелость. Кроме этого, в апреле и мае довольно часто во время отлива на литораль сбегают ручейки талой воды, следовательно, быстрому созреванию особей сопутствуют еще и более сильные, и более частые колебания солености. Все это дает основание считать, что скорости полового созревания в данном случае благоприятствуют снижение амплитуды колебаний температуры и возрастание амплитуды колебаний солености.

Наиболее крупных размеров достигают особи, родившиеся в феврале (30 мм), т. е. имеет место обратная корреляция между скоростью роста и скоростью полового созревания.

На других участках Восточного Мурмана может изменяться частота обновления популяции, максимальные размеры особей, периоды мас-

сового рождения молоди и скорость полового созревания, но неизменным остается короткий жизненный цикл: во всех случаях он не превышает 12—14 месяцев, причем возрастание продолжительности жизни совпадает с уменьшением скорости роста.

Южнее Горла Белого моря наши наблюдения не охватили круглого года, но и полученные материалы дают возможность судить о направлении сезонных изменений размерного состава:

Длина тела (мм)	II	III	V	VII	IX	X
28—30	—	12	42	—	—	—
26—28	4	8	93	—	—	—
24—26	22	13	182	—	—	—
22—24	40	20	91	10	—	—
20—22	58	74	68	44	19	—
18—20	83	123	252	256	40	5
16—18	65	217	185	7	108	52
14—16	101	292	87	0	165	129
12—14	396	143	—	0	268	267
10—12	209	57	—	0	227	237
8—10	18	37	—	12	140	168
6—8	4	4	—	66	30	74
4—6	—	—	—	485	3	55
2—4		—	—	120		11

На каменистых россыпях литорали закрытых берегов октябрьская популяция уже к февралю в основной своей массе погибает, а остатки ее смешиваются с рожденной ею молодью, достигшей к этому времени половозрелости. Рождение молоди происходит подо льдом в декабре или в январе. В марте продолжаются рост и размножение вновь родившегося поколения, к моменту вскрытия ледяного покрова в мае особи достигают наиболее крупных размеров, в июне рождается новое поколение молоди. Остатки зимнего поколения исчезают в течение августа, а в сентябре популяция полностью составляется особями, родившимися в июне и достигающими в октябре половозрелости.

Таким образом, в Белом море полное возобновление популяции происходит не 3 раза, как это имело место на Мурмане, а только 2 раза в год. Следует иметь в виду, что мы в обоих случаях говорим о периодах массового рождения молоди, а отдельные самки могут давать молодь и в другие сроки.

В только что разобранном примере продолжительность жизни особей, родившихся в июне, составляла около 8—9 месяцев. Половозрелость в первом случае наступала в возрасте 3—4 месяцев, во втором — в возрасте 1—2 месяцев. В какой мере согласуются эти данные с предполагаемой зависимостью возраста наступления половозрелости от степени колебаний температуры и солености? Оба поколения достигают половозрелости в условиях минимальных колебаний солености, поэтому имеется возможность сравнить лишь амплитуды температурных колебаний. Июньское поколение до достижения половозрелости испытывает на себе влияние амплитуды 8.1° для воды и 8.4° — для воздуха (по средним месячным), а зимнее поколение 0.2° для воды и столько же для воздуха, иными словами, амплитуда температурных колебаний, при которых живет зимнее поколение беломорских особей, во много раз меньше, чем у летнего. Это еще раз подтверждает стимулирующее влияние пониженных температурных колебаний на скорость полового созревания. Наиболее крупных размеров достигают особи летнего поколения (30 мм), тогда как особи зимнего поколения к концу жизни значительно мельче (26 мм). Как видно, и в этом случае имеет место обратная зависимость между ростом и развитием особей.

Индивидуальная и относительная плодовитость в известной мере характеризуют жизнедеятельность только отдельных особей. Жизнедеятельность же вида или популяции характеризуется общим количеством зародышей, продуцируемых на какое-либо определенное число живущих в данный момент особей. Эта плодовитость популяции зависит не только от индивидуальной плодовитости, но и от количества самок, принимающих участие в размножении.

Укажем здесь, что соотношение полов в природных популяциях *G. locusta* широко изменчиво в различных местообитаниях, самки могут составлять от 38.8 до 70.3% особей, имеющих отличительные половые признаки:

	Процент самок	Процент самцов
Восточный Мурман		
Каменистые россыпи:		
открытые берега .	50.8	49.2
полуоткрытые берега	58.3	41.7
Илисто-песчанистые пляжи на закрытых берегах . .	54.0	46.0
То же при условии регулярных и резких колебаний солености и наличии зимнего ледяного припая		
зимой	41.6	58.4
летом	38.8	61.2
Белое море		
Каменистые россыпи на открытых берегах Воронки и Горла	43.8	56.2
Илисто-глинистые пляжи на закрытых берегах Воронки и Горла . . .	70.3	29.7
Каменистые россыпи на открытых участках:		
северный берег Бассейна	57.0	43.0
южный берег Бассейна .	68.0	32.0
Кандалакшский берег	56.7	43.3
Каменистые россыпи и илисто-песчанистые пляжи:		
закрытые участки Кандалакшского залива	61.9	38.1
открытые участки южного берега Бассейна	68.9	31.1
Открытые участки островов и побережий Онежского залива	68.9	31.1
Илисто-песчанистые пляжи на закрытых участках островов и побережий Онежского залива	60.7	39.3

Общая закономерность состоит, по-видимому, в том, что усилению колебаний условий внешней среды (сезонных, суточных и погодных) сопутствуют снижение количества самцов и соответственное увеличение количества самок. В отдельных случаях эта общая закономерность может, по-видимому, нарушаться, особенно на Восточном Мурмане. Во всяком случае совершенно правильным будет вывод о том, что все беломорские популяции характеризуются заметным изменением соотношения полов в пользу самок. Трудно пока сказать, какова непосредственная причина этого: повышенная смертность самцов или преимущественное рождение самок в изменчивых условиях окружающей среды.

На литорали открытых участков Восточного Мурмана популяция в 1000 особей крупнее 8 мм единовременно вынашивает до 19 000 зародышей зимой и около 11 000 — летом. На литорали илисто-песчанистых пляжей при отсутствии источников постоянного опреснения такая же популяция вынашивает зимой 12 000 зародышей, а летом — только 3 000. На каменистых россыпях литорали закрытых берегов плодовитость популяции возрастает до 22 000 зимой и 40 000 в начале лета. На регулярно опресняемых илисто-песчанистых пляжах литорали кутовых участков губ каждая 1000 особей вынашивает зимой около 11 000 зародышей,

а летом — до 16 000. Из этого очевидно, что по фактической плодовитости на первом месте следует поставить на Восточном Мурмане особей, населяющих многослойные каменистые россыпи закрытых берегов, что и дает повод считать этот тип местообитаний за центр экологического ареала вида.

Обратимся к материалам по Белому морю.

На открытых участках литорали Воронки и северной части Горла популяция в 1000 особей крупнее 8 мм вынашивает летом до 48 000 зародышей.

На литорали хорошо прогреваемых летом участков южного берега Бассейна и Кандалакшского залива плодовитость популяции гаммарусов в июне составляет около 12 000 зародышей, а зимой может подняться до 24 000. На илисто-песчанистых пляжах, где летнее прогревание более сильное, каждая тысяча особей летом вынашивает до 20 000 зародышей, а зимой — до 32 000. Наименьшее число зародышей продуцирует популяция, населяющая наиболее сильно прогреваемые илистые пляжи кутовых участков губ: летняя популяция дает здесь лишь 4 000 зародышей, а зимой особи этого вида вообще отсутствуют. В заключение заметим, что в Белом море большей плодовитостью обладает зимняя популяция, а на Восточном Мурмане — летняя. Следовательно, в Белом море более высокую продукцию дает именно зимняя популяция, а на Восточном Мурмане — летняя.

Сравним некоторые общие биологические свойства гаммарусов в Баренцевом и Белом морях.

1. На литорали Восточного Мурмана гаммарус занимаемых им убежищ никогда не покидает и на приманку не нападает. В Белом море в течение всей зимы он живет вне убежищ и активно нападает на приманку, имея в этом отношении сходные черты с анониксом.

2. Наиболее высокую численность на Восточном Мурмане этот вид имеет летом, а на Белом море — зимой.

3. Наиболее крупные особи на Восточном Мурмане встречаются в начале зимы, а в Белом море — в конце зимы.

4. Индивидуальная плодовитость на Восточном Мурмане увеличивается по мере усиления степени летнего прогревания, а в Белом море она в этом же направлении изменяется по мере ослабления степени летнего прогревания. На Восточном Мурмане наиболее высоких показателей индивидуальная плодовитость достигает летом, а в Белом море — зимой.

5. Относительная плодовитость в обоих случаях увеличивается по мере усиления степени прогревания воды.

6. Плодовитость популяции на Восточном Мурмане наиболее высокая летом, а в Белом море — зимой.

Изложенный материал позволяет определить следующие биологические свойства *G. locusta* в Баренцевом и Белом морях.

1. В Баренцевом и Белом морях *G. locusta* является типичным обитателем литорали, лишь в исключительных случаях небольшое количество особей может быть встречено на глубине до 20 м. Основным местообитанием *G. locusta* служит узкое пространство между лежащими на литорали камнями и подстилающим грунтом. В Баренцевом море особи этого вида обычно рождаются и заканчивают свой жизненный цикл в этих местообитаниях. В Белом море из-за зимнего ледяного припая гаммарус выходит зимой из своих убежищ и расселяется на всей литоральной зоне, а на лето снова прячется под камни.

2. В Баренцевом море наибольшая численность *G. locusta* наблюдается летом, а в Белом — зимой. Это обусловлено тем, что в Баренцевом море ледяной припай отсутствует и в течение всей зимы литоральное

население подвергается непосредственному воздействию низких температур и усилившегося прибоя, что губительно сказывается на *G. locusta*, населяющего открытые местообитания, и снижает его численность. В Белом море образовавшийся осенью ледяной припай играет роль термоизолятора, предохраняющего литораль от воздействия низких зимних температур; кроме этого, наличие ледяного припая снимает действие и такого фактора, как прибой. Результатом этого служит то, что местообитанием *G. locusta* становится вся литоральная зона, что дает возможность резкого возрастания численности за счет размножения. Летом численность здесь снижается по причине недостатка удовлетворительных местообитаний.

3. *G. locusta* выдерживает широкие колебания солености и может жить в воде нормальной морской солености и в почти пресной воде (0.6‰). В пределах района наших исследований на Баренцевом море этот вид живет при температуре воды от —3.0 до +13°, а в Белом море (южнее Горла) — при температуре от —1 до +22°.

4. Продолжительность жизни особей составляет 7—10 месяцев и никогда не превышает 14 месяцев. Половая зрелость наступает в возрасте от 1 до 7 месяцев. Самые крупные особи встречены в Воронке и Горле Белого моря (36—38 мм); в Баренцевом и в Белом (южнее Горла) морях размеры самых крупных особей одинаковы (около 32 мм), но в Белом море численно преобладают популяции более мелких особей.

5. В Баренцевом море откладывание яиц начинается в октябре—декабре и идет беспрерывно до августа будущего года; рождение молоди начинается в феврале и заканчивается в августе. Весь процесс размножения протекает при температурах от —1.5 до +13°

В Белом море (южнее Горла) откладывание яиц начинается в сентябре—октябре и заканчивается в июле; рождение молоди начинается в январе и заканчивается в июле. Весь процесс размножения протекает здесь при температуре воды от —1.4 до +22°.

6. Плодовитость и размеры размножающихся самок различны в разное время года и в различных участках района исследований. В Баренцевом море длина тела размножающихся самок колеблется от 9 до 29 мм, а среднее количество вынашиваемых зародышей — от 34 до 73. В Воронке и Горле Белого моря длина тела размножающихся самок колеблется от 14 до 29 мм, в среднем каждая самка вынашивает от 73 до 118 зародышей. В Бассейне и заливах Белого моря длина тела размножающихся самок колеблется от 11 до 23 мм, а средняя плодовитость — от 22 до 70 зародышей.

В обоих морях наиболее мелкие размножающиеся самки встречаются зимой (февраль—март).

Популяция в 1000 взрослых (крупнее 8 мм) особей единовременно вынашивает от 3000 до 48 000 зародышей.

Hyale prevosti (Milne-Edwards)

H. prevosti является одним из представителей самых мелких литоральных ракообразных. Массовых скоплений он нигде не образует, но довольно обычен на литорали полузакрытых участков побережья Восточного Мурмана. Местообитанием этого вида служат поселения балянусов или мидий, летом же его нередко можно встретить в зарослях Rhodymenia palmata, Halosaccion ramentaceum и в бурых нитчатках, растущих на слоевище фукоидов. Зимой только единичные особи могут быть найдены в щетках мидий или среди домиков балянусов; основная масса популяции в это время года живет ниже линии отлива.

Максимальная плотность поселений летом не превышает 800 особей на 1 м^2 грунта.

В Белом море этот вид не найден.

По сообщениям ряда авторов (Goodhard, 1941; Jones, 1948, и др.), в Северном море *H. prevosti* может жить на участках, где даже в прилив соленость не поднимается выше 24‰.

Систематические наблюдения (с 1948 по 1951 г.) проведены нами только на каменистых россыпях литорали полузакрытого берега Восточного Мурмана. Прибой здесь был несколько ослаблен, соленость не опускалась ниже 31‰, а температура воды в разное время года колебалась от 1.0 до 10—12°. Животные обитали среди домиков балянусов и раковин мидий, прикрепленных к крупным валунам.

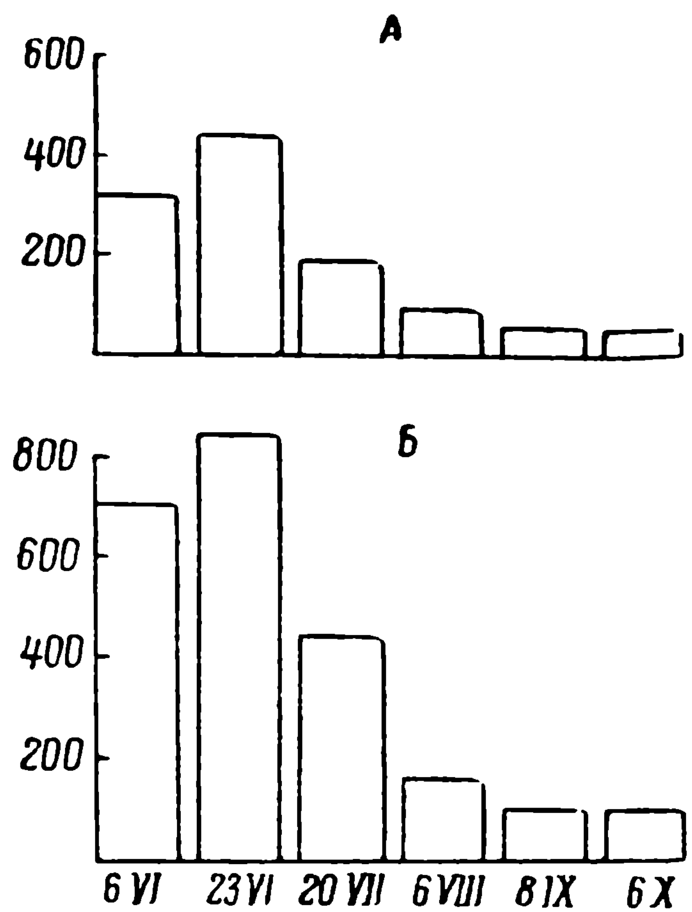


Рис. 66.

А — количество размножающихся самок на популяцию в 1000 взрослых особей (самцов и самок) *Hyale prevosti*. *Б* — количество размножающихся самок на 1000 взрослых самок *Hyale prevosti*. (По наблюдениям в среднем отделе литорали на каменистых россыпях полузакрытых берегов Восточного Мурмана).

Самые крупные самцы имели длину тела 11.1 мм, а самые крупные самки — 9.0 мм. Весной и летом встречались более крупные особи, чем осенью, что обусловлено полной сменой популяции молодью, родившейся в течение лета.

Откладывание яиц начинается в июне при температуре воды около 3—5° и охватывает сразу же бо́льшую часть самок популяции (рис. 66). В пределах всей популяции откладывание яиц заканчивается в августе при температуре воды около 10°, а молодь рождается с июля до октября:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	—	—	—		—	+	+	+	—	—	—	—
Сегментированные зародыши	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—
Вполне сформировавшаяся молодь	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—

Следует, однако, заметить, что число размножающихся самок резко сокращается уже в июле: если в июне из каждой 1000 самок размножалось 846, то в июле — 437, а в начале августа — только 176. Это может свидетельствовать о том, что каждая самка *H. prevosti* размножается один раз и что родившаяся молодь не достигает половой зрелости в течение первого лета ее жизни, т. е. в течение года у этого вида образуется всего лишь одно поколение молоди.

Летняя популяция в 1000 особей из среднего отдела литорали полузакрытых участков Восточного Мурмана имеет следующий состав:

Длина тела (мм)		3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	Всего
VI	самцы	0	0	6	42	205	150	90	0	493
	самки	6	96/54	120/78	137/119	108/108	30/30	0	0	497/389
Индивидуальная плодовитость		0	10	13	15	20	25	0	0	
VII	самцы	0	0	28	42	171	232	56	14	543
	самки	14	127	190/84	126/112	0	0	0	0	457/196
Индивидуальная плодовитость		0	0	23	17	0	0	0	0	

Примечание. В знаменателе — размножающиеся самки.

Общее количество зародышей в популяции в июне 6249, в июле — 4004.

Биологический анализ летней популяции показывает, что с июня по июль исчезают все размножающиеся самки крупнее 7 мм, а остается лишь незначительное число более мелких, которые, видимо, еще не размножались в июне, а достигли половой зрелости позднее. Исчезновение из популяции более крупных самок и сокращение количества размножающихся самок могут быть объяснены лишь гибелью их после рождения молоди.

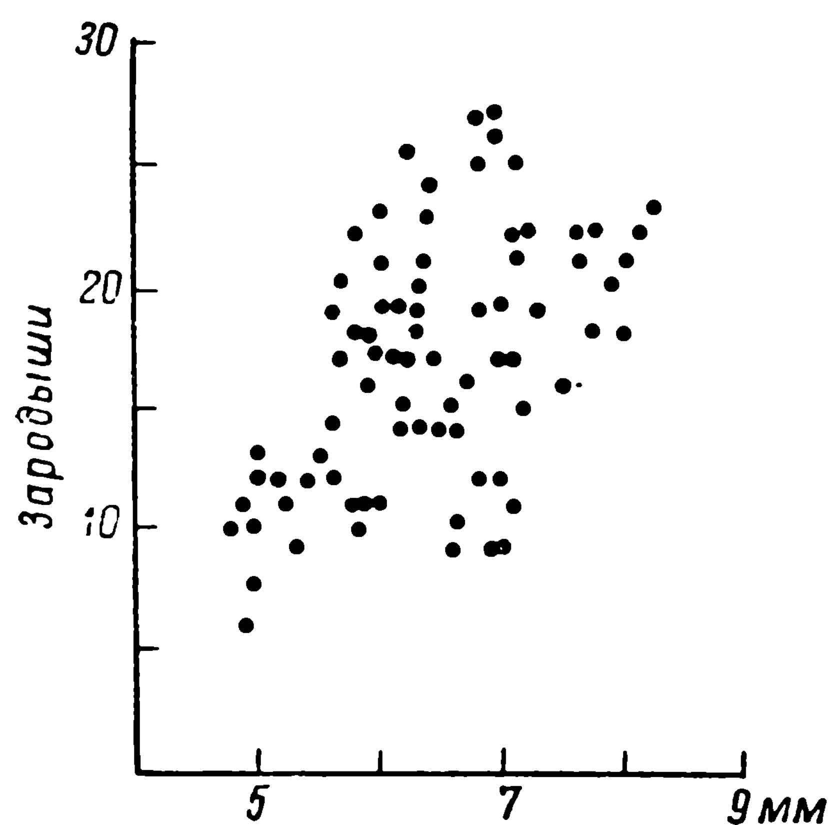


Рис. 67. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Hyale prevosti*, населяющих каменистые россыпи на литорали полузакрытых берегов Восточного Мурмана.

Популяция в 1000 особей рождает в течение периода размножения не более 10 000 экз. молоди. Такая сравнительно малая плодовитость служит причиной незначительной численности *H. prevosti* даже в период после рождения молоди.

Родившаяся молодь зимует и достигает половой зрелости к июню будущего года, т. е. в возрасте не менее 7—10 месяцев; после размножения все поколение погибает, имея продолжительность жизни около одного года.

Длина тела размножающихся самок колебалась от 4.8 до 9.0 мм, каждая самка вынашивала от 4 до 29 зародышей, в среднем 17 (рис. 67). Индивидуальная плодовитость хорошо коррелирует с размерами тела животного: чем крупнее размер тела, тем больше плодовитость.

В Черном море плодовитость *H. prevosti* (*H. nilssoni Rathke*) составляет от 3 до 17 зародышей, а в среднем только 4 (Брискина, 1950), т. е. там она значительно ниже, чем в Баренцевом море.

Amphithoe rubricata (Montagü)

Изучению биологии *A. rubricata* посвящена работа Скетча (Scutch, 1926), проведенная на атлантическом побережье Северной Америки (в районе Бостона). Здесь этот вид является типичным литоральным обитателем, приспособленным к жизни в зоне сильного прибоя. Наиболее массовые поселения животные образуют летом в зарослях Spongomorha, но используют для заселения и многие другие водоросли (Ulva, Desmarestia, Chordaria, Polysiphonia и даже корни зостеры). Свои домики *A. rubricata* строит из частиц растений, склеивая их секретом особых желез, расположенных в переоподах; в строительстве принимают участие самцы и самки. В одном домике живут только одна самка или самец с самкой; молодь по выходе из выводковой камеры тотчас же приступает к строительству собственных гнезд. Откладывание яиц начинается в июле и продолжается в течение августа, первая молодь появляется 18 июля. Размножающиеся самки вынашивают от 51 до 73 зародышей (зародыши просчитаны только у 2 крупных самок) и имеют длину тела от 10—11 до 20 мм. Самые крупные самцы достигают длины 23 мм. В популяции количество самок обычно в 3 раза больше количества самцов. В период размножения до 96% всех самок вынашивают зародышей.

В районе наших исследований *A. rubricata* массовых поселений нигде не образует и встречается единично или небольшими группами. В Барен-

цевом море этот вид обитает почти исключительно на каменистых россыпях литорали полузакрытых участков побережья. Здесь он живет среди водорослей или под камнями. Домики строит из живых нитчаток, растущих на фукоидах, и из обрывков водорослей, прикрепляя их к нижней стороне камней. Зимой численность литоральной популяции заметно сокращается из-за ухода части особей в сублитораль. Единичные особи встречаются в это время года в зарослях десмарестии на глубине до 8—10 м. В своих местообитаниях *A. rubricata* подвергается воздействию температуры от —1 до +13° и солености не ниже $31^0/_{00}$.

В Белом море значительное количество особей этого вида удалось добыть лишь один раз (в сентябре 1949 г.) в западной части Кандалакшского залива на глубине 1—3 м среди нитчаток, растущих на слоевище Fucus vesiculosus. Прибой здесь полностью отсутствует, соленость колеблется в разное время года от 21 до $30^0/_{00}$, а температура — от —1.4 до +16°.

Систематические наблюдения проведены только на литорали полузакрытого берега Восточного Мурмана.

Икряные самки начинают появляться в июне при температуре воды от 3 до 6° и исчезают в ноябре при температуре воды 3—4°, весь процесс размножения протекает при температуре воды от 3 до 13°. В течение лета происходит беспрерывное рождение молоди, которая в условиях хорошего прогревания растет очень быстро, достигает половой зрелости в возрасте 1—2 месяцев и размножается.

Сезонные изменения размерного состава популяции в 1000 особей *A. rubricata*, обитавших на литорали Восточного Мурмана в 1951 г., следующие:

Длина тела (мм)	IV	VI	VII	VIII	IX	X	XI
22—24	0	0	0	0	25	0	0
20—22	0	0	0	0	31	12	4
18—20	0	0	0	0	0	95	87
16—18	20	24	18	0	445	130	121
14—16	102	119	160	357	388	324	266
12—14	143	381	320	535	111	130	127
10—12	347	381	502	90	0	95	73
8—10	286	95	0	18	0	214	198
6—8	102	0	0	0	0	0	124

В апреле размер особей колеблется от 6 до 18 мм, к июню самые мелкие особи вырастают до 8—10 мм, а крупные уже не растут и приступают к размножению. В начале июля появляется молодь, которая к концу месяца всей своей массой вырастает до 10—12 мм и в свою очередь приступает к размножению.

Материнское поколение к этому времени частично погибает, а частично рассеивается. К августу большинство молодых особей уже занимает размерные группы 12—14 мм, но одновременно с этим продолжается еще и рождение молоди. В конце августа и в сентябре рождение молоди прекращается, а уже родившаяся достигает размеров 16—18 мм; в это же время в популяции еще встречаются последние особи перезимовавшего поколения, имеющие длину тела до 24 мм. В октябре и ноябре рождается новое поколение молоди, отличающееся от летнего поколения относительно малой скоростью роста. В результате этого в популяции становятся ясно различимыми 2 поколения: летнее и осеннее. В течение всей зимы (с ноября по апрель) осеннее поколение растет медленно, в апреле в большинстве своем занимает размерные группы лишь от 8 до 12 мм. В течение этого же периода особи летнего поколения в основной своей массе, видимо, погибают; к размножению в июне приступают только

особи осеннего поколения, заканчивающие свой жизненный цикл не позднее сентября.

Таким образом, особи, родившиеся в октябре—ноябре, достигают половой зрелости в возрасте 7—8 месяцев, а общая продолжительность их жизни не превышает 11 месяцев. Особи, родившиеся в июле—августе, достигают половой зрелости в возрасте около 1 месяца, дают поколение зимующих особей и погибают в возрасте 5—6 месяцев.

Размеры тела размножающихся самок обоих поколений в общем одинаковы и колебались в 1950 г. от 10.5 до 20.0 мм; каждая самка вынашивает от 11 до 97 зародышей, в среднем 30 (рис. 68). В 1951 г. размеры размножающихся самок заметно снизились. Длина тела самок в этом

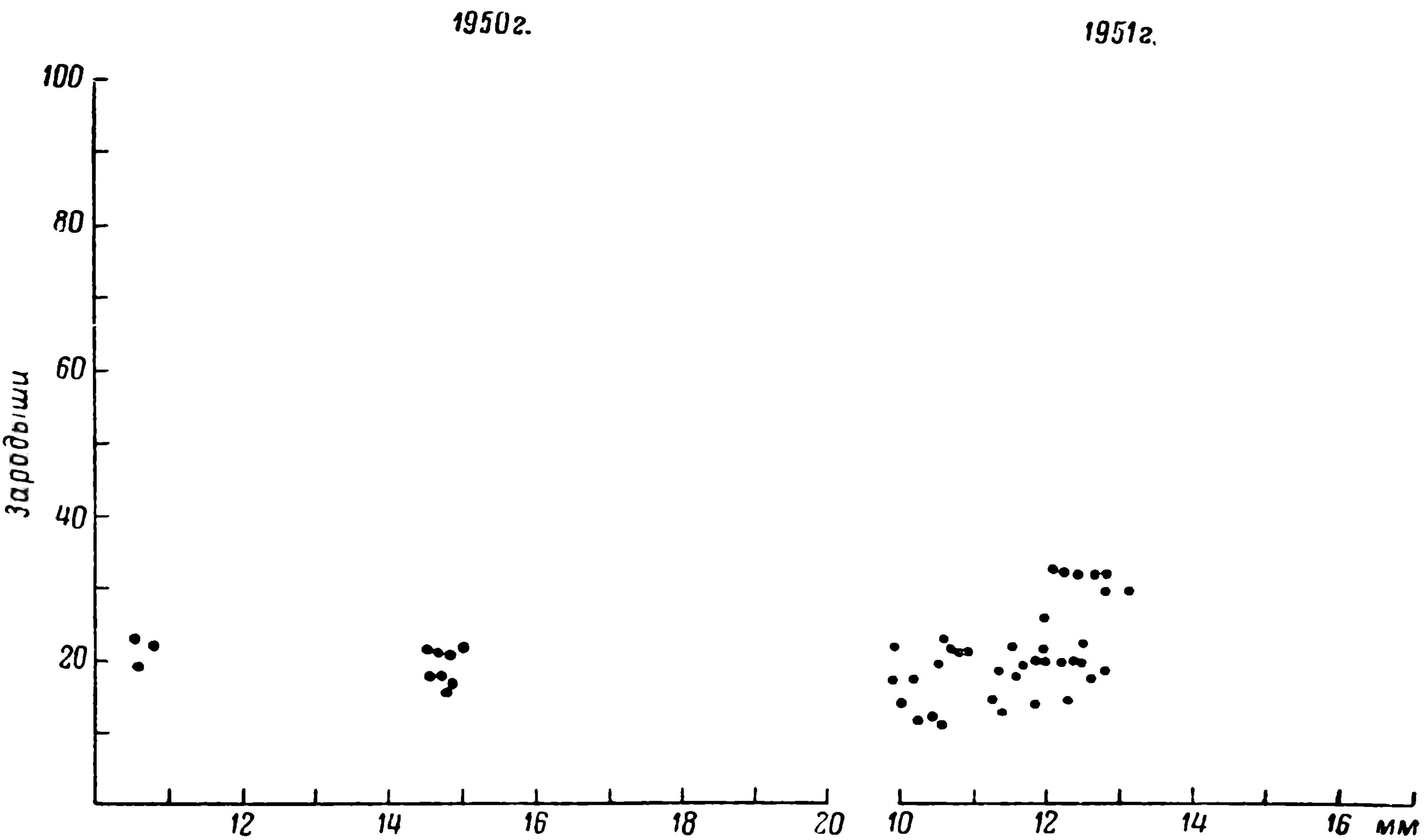


Рис. 68. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Amphithoe rubricata*, обитающих на каменистых россыпях литорали полузакрытых участков Восточного Мурмана.

году колебалась от 10.0 до 15.7 мм, и каждая самка вынашивала от 11 до 68 зародышей, в среднем 27. Наибольшее количество самок размножается в июне—августе, с сентября по ноябрь икряные самки встречаются в сравнительно небольшом количестве.

Весенняя популяция в 1000 особей в течение периода размножения дает потомство приблизительно в 20 000 особей.

В Белом море с января по апрель и с конца июня по октябрь размножающиеся самки не найдены. Возможно, что это вызвано ограниченностью беломорских сборов. Размерный состав популяции в 1000 особей в сентябре 1949 г., обитающей на глубине 1—3 м в западной части Кандалакшского залива, следующий:

Длина тела (мм)	4 — 5 —	6 —	8 —	9 —	10 —	11 —	12 —	13 —	14 —	15 — 16
Количество особей	13	71	123	240	182	58	13	6	58	19	13

Здесь отчетливо видно присутствие двух возрастных групп: первая представлена особями с длиной тела от 4 до 13 мм, вторая — от 13 до 16 мм. Не зная времени размножения *A. rubricata* в Белом море, мы пока не можем определить возраст этих двух групп особей. Если период размножения падает на весну и лето, то, возможно, что вся популяция со-

тавлена особями текущего года рождения; в соответствии с этим более крупные особи будут весенним поколением, а более мелкие — летним. Если же размножение протекает только весной, то более крупные особи будут остатком поколения прошлого года.

Изложенный материал позволяет определить следующие биологические свойства *A. rubricata*.

1. В Баренцевом море изучен жизненный цикл особей, обитающих только на каменистых россыпях литорали полузакрытых участков побережья Восточного Мурмана. Местообитанием вида здесь служат заросли водорослей и узкое пространство под камнями. Прибой средней силы, соленость не опускается ниже 31‰, а сезонные колебания температуры находятся в пределах от —1 до +13°. Кислородный режим в течение всего года весьма благоприятный.

В Белом море значительные поселения найдены на глубине 1—3 м среди зарослей сублиторальных фукоидов в условиях полного отсутствия прибоя; сезонные колебания солености наблюдаются от 21 до 30‰ и температуры от —1.4 до +14°. Дефицит кислорода имеет место здесь в предвесенний период подо льдом; летом характерны резкие суточные колебания в количестве растворенного в воде кислорода.

Систематические наблюдения проведены только в Баренцевом море.

2. В популяции *A. rubricata* различаются 2 поколения особей: летнее и осеннее. Особи летнего поколения достигают половой зрелости в возрасте около 1 месяца и живут 5—6 месяцев. Особи осеннего поколения достигают половой зрелости в возрасте 7—8 месяцев и имеют продолжительность жизни около 11 месяцев.

3. Икрометание начинается в июне при температуре воды 3—6° и идет беспрерывно до ноября, весь процесс размножения протекает при температуре от 3 до 13°. Рождение молоди начинается в июле и заканчивается в ноябре, хотя в течение всего этого периода рождение молоди идет беспрерывно, но массовое количество молоди появляется дважды — в июле и в октябре—ноябре, что и обусловливает образование летнего и осеннего поколений. Самые крупные особи (самцы) достигают длины тела 24 мм.

4. Длина тела размножающихся самок на литорали Восточного Мурмана колеблется от 10.0 до 20.0 мм, каждая самка в среднем вынашивает 20 зародышей. Весенняя популяция в 1000 особей в течение периода размножения дает потомство приблизительно в 20 000 особей.

Ischyrocerus anguipes Kröyer

Некоторые сведения о биологии *I. anguipes* приводятся в работе Шелленберга (Schellenberg, 1942). На побережье Норвегии и Западной Европы этот вид обитает в прибрежной зоне и строит из песчинок домик, который прикрепляет к слоевищу водорослей. В районе наших исследований в течение всего лета *I. anguipes* держится в толще воды; если он строит домики, то только зимой в сублиторали. Нами такие домики не обнаружены. В Северном море яйценосные самки встречались с марта по октябрь, наиболее интенсивно размножение протекает в июле—августе. Длина тела взрослых особей 4—10 мм.

В течение большей части года небольшое количество особей *I. anguipes* можно найти в зарослях ламинарий и красных водорослей вдоль открытых берегов Восточного Мурмана, Воронки, Горла и северной части Онежского залива Белого моря. В самом начале весны, в апреле или в мае, *I. anguipes* поднимается к поверхности и походит к линии отлива, плавая среди водорослей. Здесь его популяция нередко смешивается с популяцией *Galliopius laeviusculus*, хотя обычно оба вида обра-

Таблица 33

Биологический анализ популяции в 1000 особей *Ischyrocerus anguipes*, населяющих в разное время года (1950 г.) прибрежные воды открытых участков Восточного Мурмана

Длина тела (мм)	3 V	31 V	3 VII	31 VII	29 VIII
16—18	—	—	♂ 31 + ♀ 0	—	—
14—16	—	—	15 + 0	—	—
12—14	♂ 24 + ♀ 0	♂ 18 + ♀ 0	15 + 0	—	—
10—12	80 + 0	53 + 0	31 + 0	—	—
8—10	96 + 72 (48)	70 + 141 (141)	77 + 169 (169)	♂ 10 + ♀ 0	—
6—8	80 + 424 (386)	158 + 192 (192)	123 + 370 (340)	92 + 41 (41)	♂ 46 + ♀ 30 (30)
4—6	96 + 80 (48)	122 + 246 (89)	31 + 138 (77)	173 + 225 (173)	332 + 426 (349)
2—4	42?	—	—	183 + 276 (77)	75 + 91 (46)
Всего	376 + 576 (482)	421 + 579 (422)	323 + 677 (586)	458 + 542 (291)	453 + 547 (425)

П р В скобках — количество самок с зародышами.

зуют небольшие пятна чистых поселений. Жизненный цикл во многом повторяет то, что мы уже видели на примере *C. laeviusculus*. У границы отлива этот вид держится до конца августа или до сентября, а затем уходит в заросли ламинарий. Высокая плодовитость и раннее наступление половой зрелости обеспечивают развитие за короткий срок чрезвычайно массовых поселений, лишь немного уступающих по численности *C. laeviusculus*.

Размножение начинается очень дружно: в начале мая при температуре воды около 2—3° из 576 самок популяции в 1000 особей 482 уже вынашивают зародышей; в конце мая зародыши достигают стадии вполне сформировавшейся молоди, рождение которой происходит только в июле при температуре воды 10—12° (табл. 33). Июльское поколение молоди в этом же месяце частично достигает половой зрелости и размножается, а в августе при температуре воды до 14° размножается уже бо́льшая часть самок этого поколения. Рождение молоди, вынашиваемой июльским поколением, происходит, по-видимому, после ухода популяции в заросли ламинарий, в октябре при температуре около 6°. Поколение этой молоди в ближайший месяц сменяет материнское поколение, доживает до весны и поднимается к границе отлива. Гибель осеннего поколения происходит в июле будущего года. Таким образом, имеется 2 ясно выраженных и хорошо обособленных поколения: июльское, рождающееся у границы отлива, и осеннее, рождающееся в зарослях ламинарий и красных водорослей. Июльское поколение достигает половой зрелости в возрасте 1—2 месяцев и живет до октября или ноября, имея продолжительность жизни не более 4—5 месяцев и вырастая за этот период до размеров около 8 мм. Осеннее поколение достигает половой зрелости в возра-

сте около 7 месяцев и живет до 9—10 месяцев. К концу жизни самцы достигают 18 мм, а самки не более 9 мм длины. Заметим, что во всех сводках и определителях (Яшнов, 1948; Sars, 1895; Stephensen, 1927)

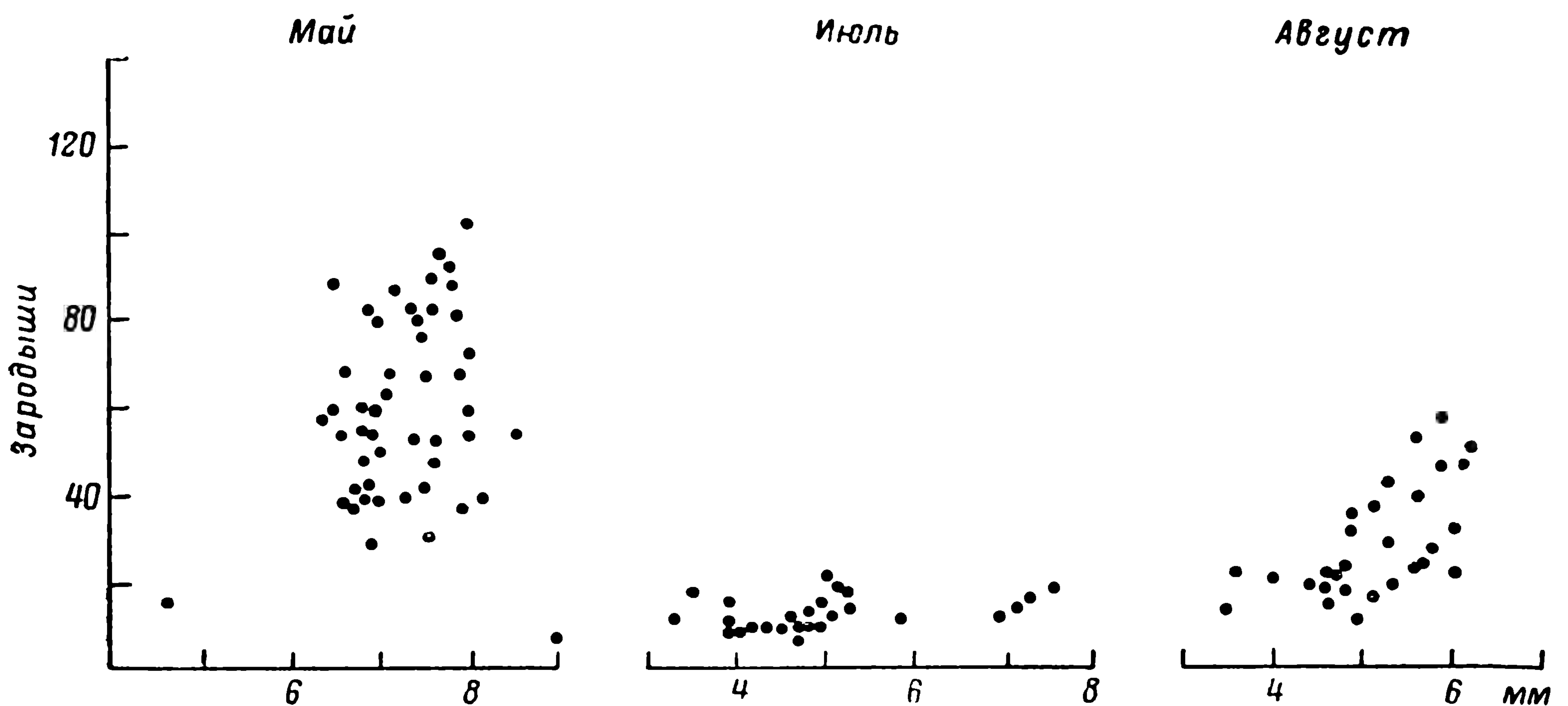


Рис. 69. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Ischyrcerus anguipes*, обитающих у границы отлива вдоль открытых берегов Восточного Мурмана.

указываются максимальные размеры самцов 10 мм и самок 8 мм, лишь Е. Ф. Гурьянова (1951) отмечает размеры самцов до 15 мм.

В северной части Онежского залива Белого моря в конце июня в популяции имеется 2 поколения: осеннее поколение прошлого года, занимающее размерные группы от 8 до 14 мм, и недавно родившаяся молодь размером от 4 до 6 мм. К середине июля осеннее поколение исчезает, а вся популяция составляется исключительно особями летнего поколения, имеющими длину тела от 2 до 8 мм.

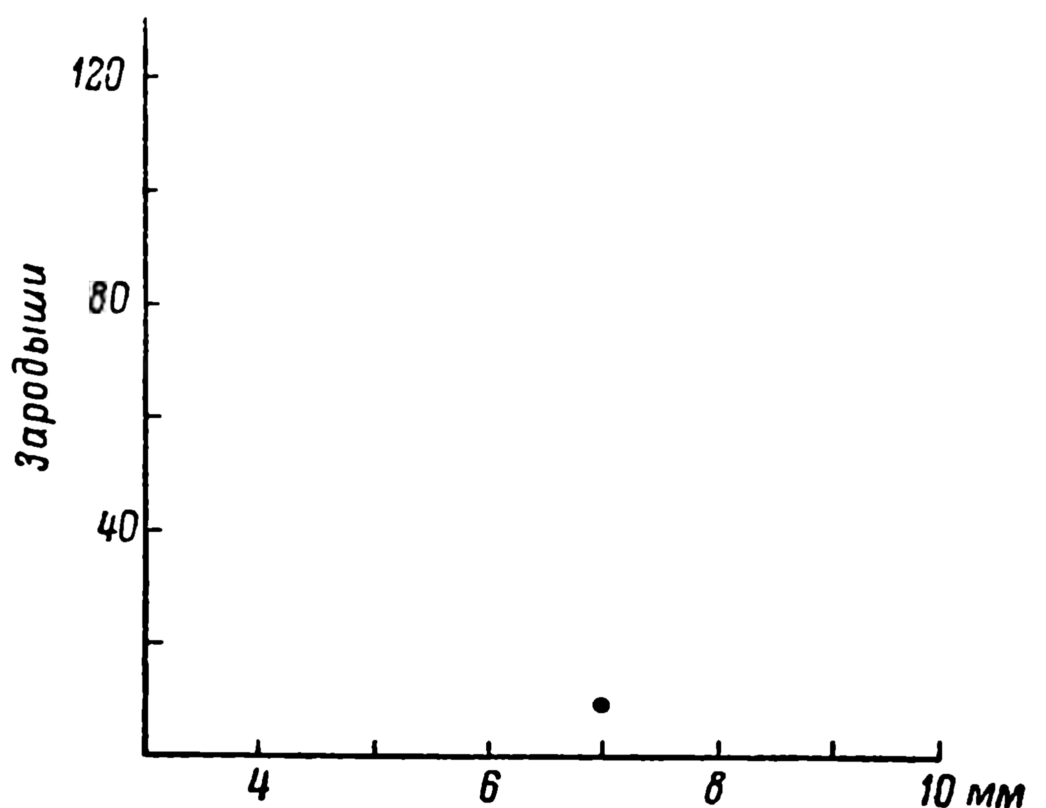


Рис. 70. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Ischyrocerus anguipes*, обитающих у границы отлива вдоль открытых берегов Восточного Мурмана в мае 1949 г.

Размеры и плодовитость самок меняются в различное время сезона размножения. На открытых берегах Восточного Мурмана в мае длина тела икроносных самок колеблется от 4.7 до 9.0 мм (рис. 69), а плодовитость — от 5 до 132, в среднем каждая самка вынашивает 59 зародышей. В июле, когда осеннее поколение исчезает и размножается только летнее, размеры самок колеблются от 2.8 до 7.6 мм, а плодовитость — от 6 до 21, в среднем она составляет лишь 12 зародышей. В августе размножаются самки, не успевшие достигнуть половой зрелости в июле, длина их тела от 3.0 до 6.2 мм, т. е. они оказываются более мелкими, чем в июле, но плодовитость их выше — от 11 до 57, в среднем 29. Особи, размножавшиеся в мае 1949 г. (рис. 70) и в мае 1950 г., имели почти одинаковые размеры и плодовитость: размеры самок были от 5 до 9.5 мм, а плодовитость — от 9 до 121, в среднем 63.

Популяция осеннего поколения в 1000 особей рождает около 35 000 экз. молоди, а популяция в 1000 особей июльского поколения рождает не более 15 000 экз. молоди.

Зимой 1951/52 г. этот вид некоторое время держался в обычных летних местообитаниях. В январе при температуре воды от —0.2 до +1° осеннее поколение частично достигло половой зрелости и приступило к размножению. Размножающиеся самки имели длину тела от 4.0 до 5.4 мм и вынашивали от 9 до 22 зародышей, в среднем 16, т. е. размеры тела этих самок были меньше, чем у самок обоих поколений, размножающихся в обычное для них время, а плодовитость оказалась несколько более высокой по сравнению с таковой особей весеннего поколения. Уже в феврале вся популяция *I. anguipes* опустилась на глубины, и результат ее размножения остался для нас неизвестным.

В северной части Онежского залива в середине июля нами были добыты лишь последние размножающиеся самки; длина их тела колебалась от 4.0 до 8.0 мм, и каждая самка вынашивала от 21 до 43 зародышей.

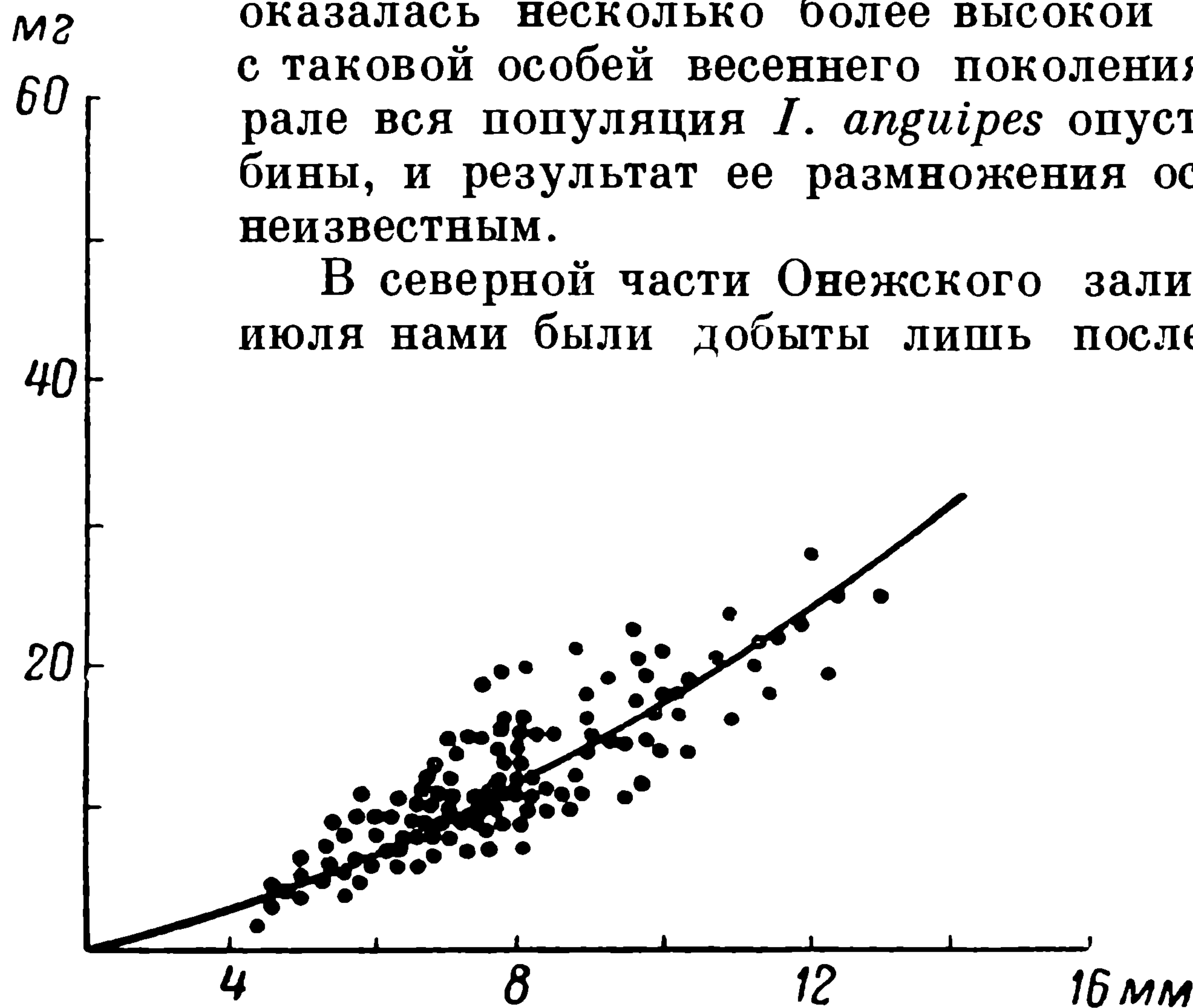


Рис. 71. Длина тела и живой вес *Ischyrocerus anguipes*.

Длина тела хорошо коррелирует с весом (рис. 71); вес самых крупных рачков не превышает 28 мг.

Весьма интересными представляются сезонные изменения плодовитости (индивидуальной/относительной) в зарослях водорослей у границы отлива на открытых берегах Восточного Мурмана:

Длина тела (мм)	Средний вес (мг)	V	VII	VIII
8—9	13	69/5308	—	—
7—8	10	70/7000	16/1600	—
6—7	8	54/6750	12/1375	48/6000
5—6	5	36/7200	15/3000	34/6800
4—5	3	38/12667	10/3333	22/7333
3—4	2	—	12/6000	18/9000

Среди одновременно размножающихся самок относительная плодовитость уменьшается по мере увеличения размера тела, т. е. по мере ускорения ее роста. Наиболее высокой относительной плодовитостью при сравнительно крупных размерах тела обладали самки осеннего поколения, размножающегося в мае: у самых мелких особей этого поколения на 1 г их живого веса откладывается до 12 667 яиц. Особи, размножающиеся в июле, отличаются более мелкими размерами тела и пониженной индивидуальной и относительной плодовитостью. Наконец,

особи, отложившие яйца в августе, т. е. выросшие и созревшие в течение периода наиболее интенсивного прогревания воды, отличаются от июльских дальнейшим уменьшением размеров тела и значительным увеличением индивидуальной и относительной плодовитости. Этот пример лишний раз подчеркивает, что скорость роста животного и размер его тела далеко не всегда положительно коррелируют с плодовитостью.

Основные биологические свойства *I. anguipes* характеризуются следующим:

1. В Баренцевом и Белом морях *I. anguipes* в течение всего лета в большом количестве держится в толще воды у линии отлива вдоль открытых и полузакрытых берегов. Осенью он уходит в заросли ламинарий и обычно до мая будущего года живет на дне.

2. Имеется 2 поколения *I. anguipes*, отличающихся друг от друга рядом биологических свойств. Летнее поколение рождается в июле, достигает половой зрелости в возрасте 1—2 месяцев, размножается и дает начало осеннему поколению. Продолжительность жизни летнего поколения составляет около 4—5 месяцев. Осеннее поколение достигает половой зрелости к маю будущего года, т. е. в возрасте около 7 месяцев, размножается и дает начало летнему поколению особей, после чего погибает в возрасте 9—10 месяцев.

Особи осеннего поколения к концу жизни имеют длину тела: самцы — до 18 мм, а самки — не более 9 мм. Особи летнего поколения крупнее 8 мм не бывают.

3. Размножение осеннего поколения начинается в мае и заканчивается в июле, а летнее поколение размножается в августе—октябре.

4. Размножающиеся самки осеннего поколения имеют длину тела от 4.7 до 9.0 мм и вынашивают в среднем 59 зародышей каждая. Размножающиеся самки летнего поколения имеют длину тела от 2.8 до 7.6 мм и вынашивают в среднем от 12 до 29 зародышей каждая.

Популяция в 1000 особей осеннего поколения рождает около 35 000 особей летнего поколения, а каждая 1000 особей летнего поколения дает потомство около 15 000. Следовательно, все потомство каждой 1000 особей осеннего поколения за год составляет около 525 000.

5. Относительная плодовитость осеннего поколения значительно выше, чем у летнего.

6. В Белом море при наблюдениях с июня по октябрь и с января по апрель размножающиеся самки были найдены только в июле. Эти самки имели длину тела от 4.0 до 8.0 мм и вынашивали от 21 до 43 зародышей.

Caprella septentrionalis Kröyer

На Восточном Мурмане *C. septentrionalis* нередко образует массовые скопления в нижней части литорали среди зарослей Halosaccion ramentaceum и некоторых других водорослей. В сублиторали этот вид обычен в зарослях ламинарий и в массе обитает на Desmarestia aculeata. Ниже он опускается до глубины 40—50 м, поселяясь среди красных водорослей.

Такой же характер распределения сохраняется в Воронке и Горле Белого моря. Южнее Горла *C. septentrionalis* на литорали уже не встречается. Значительные поселения он образует здесь лишь среди зарослей Halosaccion у границы отлива на открытых берегах островов северной части Онежского залива (район о. Русский Кузов) и среди сублиторальных фукоидов Кандалакшского залива.

Численность *C. septentrionalis* подвержена значительным сезонным и годовым колебаниям, что обусловлено миграциями и сравнительно коротким жизненным циклом. В Баренцевом море в 1939—1940 гг. в зарослях десмарестии на глубине 8—10 м в губе Ярнышной наибольшее количество

Таблица 34

Размерный состав популяции в 1000 особей *Caprella septentrionalis*, в нижней части литорали открытого берега губы Дальне-Зеленецкой

		Длина тела (мм)												Всего
		4—6	6—8	8—10	10—12	12—14	14—16	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26	26—28	
13 IV 1949	♂♂	—	—	27	31	67	63	31	156	94	31	—	—	500
	♀♀	—	—	192/63	281/156	27	0	0	0	0	0	—	—	500/219
12 V	♂♂	—	—	—	0	0	0	142	200	200	57	—	—	599
	♀♀	—	—	—	229/131	114/114	29	29	0	0	0	—	—	401/245
18 XI	♂♂	—	*23*	45	76	61	136	106	106	15	—	—	—	545
	♀♀	—	—	38	15	15	239/143	64	61	0	—	—	—	432/143
18 IV 1950	♂♂	—	—	—	0	0	0	187	250	63	0	125	—	625
	♀♀	—	—	—	125	187/187	63/63	0	0	0	0	0	—	375/250
13 V	♂♂	—	—	—	32	32	65	91	65	194	97	32	32	640
	♀♀	—	—	—	128/128	130/22	38/38	0	32	0	0	0	0	360/188
18 VII	♂♂	*196*	*326*	130	65	22	0	22	—	—	—	—	—	239
	♀♀	—	—	174	65	0	0	0	—	—	—	—	—	239

Таблица 34 (*продолжение*)

		Длина тела (мм)												Всего
		4—6	6—8	8—10	10—12	12—14	14—16	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26	26—28	
25 VIII	♂♂	*64*	*205*	154	243	26	—	—	—	—	—	—	—	423
	♀♀	—	—	368	0	0	—	—	—	—	—	—	—	368
26 IX	♂♂	*113*	*226*	258	210	48	—	—	—	—	—	—	—	516
	♀♀	—	—	129	16	0	—	—	—	—	—	—	—	145
12 X	♂♂	*16*	*31*	0	219	359	62	—	—	—	—	—	—	640
	♀♀	—	—	173	140	0	0	—	—	—	—	—	—	313
10 XI	♂♂	—	*15*	148	105	149	15	15	—	—	—	—	—	432
	♀♀	—	—	150	119	195	89	0	—	—	—	—	—	553
9 XII	♂♂	—	—	125	250	150	50	—	—	—	—		—	576
	♀♀	—	—	100	225	100	0	—	—	—	—	—		425
7 II 1951	♂♂	—	—	—	98	143	286	0	0	36	—	—	—	563
	♀♀	—	—	—	80	107	143	107	0	0	—	—	—	437
9 IV	♂♂	—	—	0	0	50	50	17	67	133	67	17	—	401
	♀♀	—	—	50	182/166	300/249	67/34	0	0	0	0	0	—	599/449

Примечание. В знаменателе — число размножающихся самок, найденное в популяции; курсив — неполовозрелая молодь.

особей было в марте (903 на 1 кг десмарестии), тогда как в январе и феврале они отсутствовали вовсе (рис. 72). Большое скопление особей наблюдалось также в августе (609 на 1 кг десмарестии), а в сентябре оно снова резко сократилось. Такой характер изменения численности этого вида в зарослях десмарестии может быть объяснен тем, что осенью сюда приходят особи с литорали, вскоре уходящие еще глубже в заросли красных водорослей; уже в марте начинается обратное движение большей части популяции, которая на непродолжительное время снова задерживается здесь.

В течение весны и лета некоторое количество животных остается на десмарестии, а основная масса их поднимается на литораль. С апреля по сентябрь множество капрелл обитает среди водорослей нижнего отдела литорали. Зимой численность рачков сильно сокращается и на литорали остаются лишь рассеянные небольшие поселения этого вида.

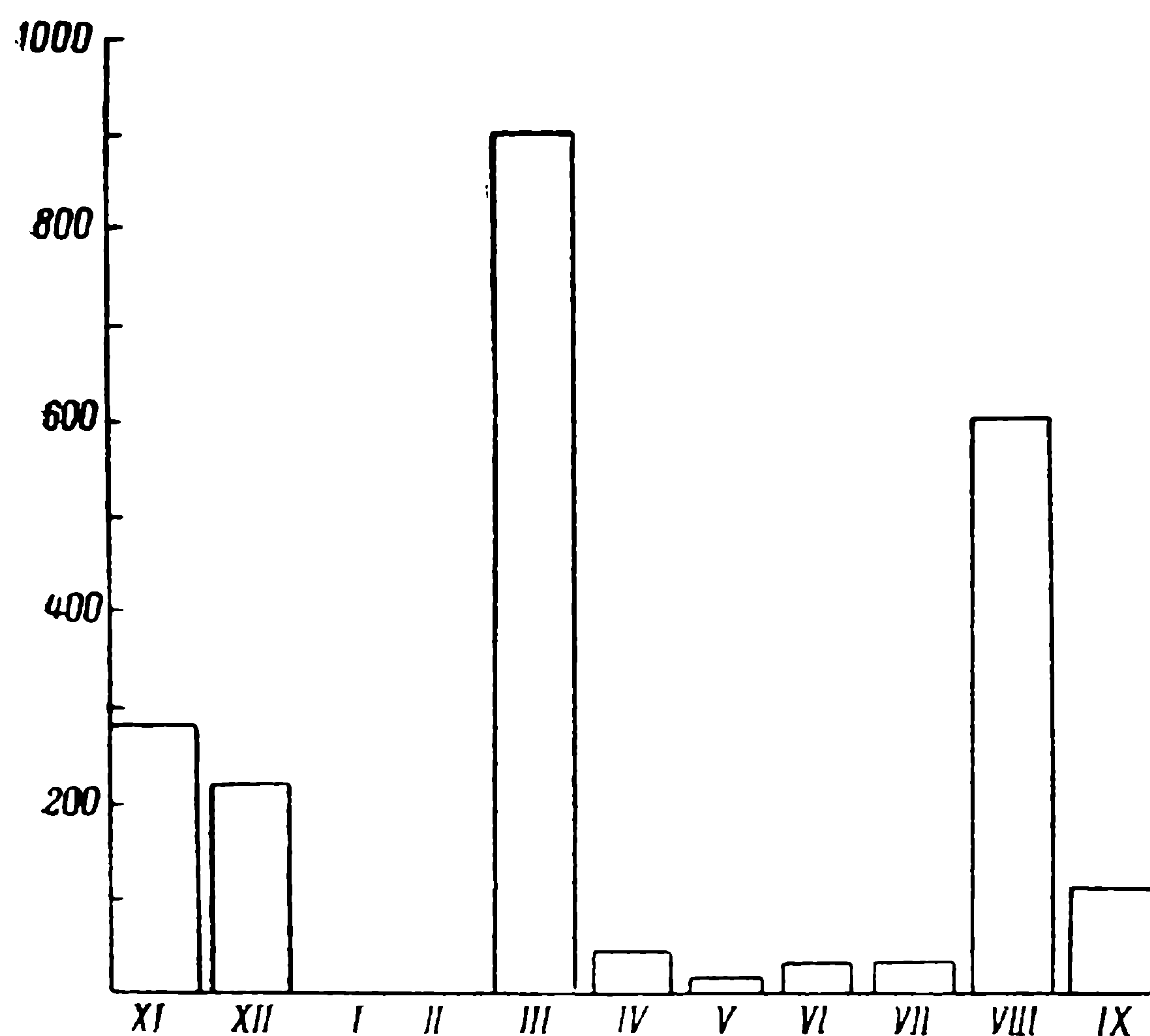


Рис. 72. Количество особей *Caprella septentrionalis* на 1 кг Dasmarestia aculeata, обитавших на глубине 8—10 м в губах Восточного Мурмана в течение 1939—1940 гг.

В разные годы численность может сильно меняться. Например, в 1948 г. количество особей на 1 кг десмарестии достигало 6080, а в 1949 г. — 556, в течение всего 1950 г. более 13 особей на 1 кг десмарестии не было. Такое положение объясняется главным образом тем, что в этом году миграции в сублитораль не произошло и в течение всей зимы популяция оставалась на литорали.

Самки литоральной популяции приступают к откладке яиц в начале апреля, а иногда уже в марте при температрре воды около 0° и заканчивают ее в мае или начале июня при температуре воды 2—4° Лишь небольшое количество самок, да и то не ежегодно, может размножаться до ноября. Массовое рождение молоди происходит в июне и июле при температуре воды 5—10°; молодь, появившаяся в другое время года, заметного влияния на изменение размерного состава популяции не оказывает.

В зарослях десмарестии размножение начинается в середине мая (при температуре воды 2—3°), т. е. почти на полтора месяца позднее, чем на литорали, и заканчивается в июле массовым рождением молоди (при температуре воды около 6—9°). В отдельные годы (например, в 1948 г.) эта молодь к августу частично достигает половой зрелости и в течение этого месяца дает еще одно небольшое поколение.

В Горле Белого моря значительное количество размножающихся самок мы находили в середине июля при температуре воды 7—8° и при солености 29.9‰, причем у большей части самок зародыши находились еще на ранних стадиях развития и лишь около 7% имело в выводковых камерах вполне сформировавшуюся молодь. К сожалению, мы не могли провести здесь более ранних сборов, поэтому не знаем всего цикла размножения. Судя же по размерному составу популяции, в июле еще продолжалось размножение поколения прошлого года.

Таблица 35

Биологический анализ популяции в 1000 особей *Caprella septentrionalis* в разное время года в губах Восточного Мурмана

		Длина тела (мм)													Всего
		4—6	6—8	8—10	10—12	12—14	14—16	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26	26—28	28—30	
8 V 1950	♂♂	—	—	—	51	126	51	180	128	51	26	26	—	—	639
	♀♀	—	—	—	0	77	128	128	26	0	0	0	—	—	361
19 V	♂♂	—	—	—	113	129	242	162	113	32	—	—	—	—	791
	♀♀	—	—	—	32/32	81/18	32	32	32	0	—	—	—	—	209/50
7 VI	♂♂	—	—	—	160	148	110	133	0	0	67	—	—	—	618
	♀♀	—	—	—	107/70	185/133	90/67	0	0	0	0	—	—	—	382/270
8 VII	♂♂	—	—	—	—	26	51	128	308	230	54	48	30	73	948
	♀♀	—	—	—	—	0	26	26/26	0	0	0	0	0	0	52/26
23 VII	♂♂	*15*	*51*	*66*	7	22	66	109	46	66	44	0	7	—	467
	♀♀	—	—	—	102	153	124	22	0	0	0	0	0	—	401
23 X	♂♂	—	—	*158*	210	105	105	55	51	—	—	—	—	—	526
	♀♀	—	—	—	105	158	53	0	0	—	—	—	—	—	315
10 XI	♂♂	—	*15*	*289*	105	149	15	15	—	—	—	—	—	—	284
	♀♀	—	—	—	119	195	89	0	—	—	—	—	—	—	403
14 XII	♂♂	—	*18*	*304*	52	160	53	125	36	—	—	—	—	—	426
	♀♀	—	—	—	144	72	86	0	0	—	—	—	—	—	252
26 I 1951	♂♂	—	—	—	0	0	83	125	124	46	42	38	—	—	458
	♀♀	—	—	—	167	208	125	42	0	0	0	0	—	—	542

Примечание. В знаменателе — количество размножающихся самок, найденное в популяции; курсив — неполовозрелая молодь.

Южнее Горла Белого моря размножающихся самок за период с июня по октябрь пока не найдено.

В соответствии со сроками размножения находится и изменение размерного состава популяции (табл. 34).

Самцы, пришедшие на литораль в апреле 1950г., имеют длину тела от 16 до 26 мм, а самки — от 10 до 16 мм. К маю самцы достигают размеров 28 мм, а размеры самок остаются прежними. В течение июня и июля происходят массовое рождение молоди и почти полная гибель поколения прошлого года. Рост молоди за август—февраль идет крайне медленно: основная масса особей в феврале занимает размерные группы от 10 до 18 мм, причем самки в это время нередко крупнее самцов. Резкий скачок в скорости роста самцов происходит в марте, когда они в один месяц от размеров 10—12 мм переходят в размерные группы от 16 до 28 мм, рост же самок практически прекращается в феврале, а в начале апреля они уже откладывают яйца. Таким образом, особи *C. septentrionalis* достигают половозрелости на литорали в возрасте около 9 месяцев, а продолжительность жизни у них не превышает 1 года. Максимальные размеры самцов 28 мм, а самок — не более 20 м.

Кроме зарослей водорослей в нижнем отделе литорали, этот вид, как уже сказано, довольно постоянно живет и размножается в зарослях десмарестии (табл. 35).

Размножение в зарослях десмарестии начинается на 1—1.5 месяца позднее, чем на литорали, и заканчивается в начале июля рождением незначительного количества молоди, которая в октябре смешивается с молодью, спускающейся с литорали. В январе самцы здесь достигают размеров 26 мм, а самки — 18 мм, после чего популяция начинает подниматься на литораль: в феврале, марте и апреле 1951 г. в зарослях десмарестии встречались лишь одиночные особи. Наиболее крупных размеров (30 мм) самцы достигают в июле, а самки — в начале периода размножения в мае (22 мм), причем размножающиеся самки крупнее 18 мм здесь вообще не бывают. Таким образом, популяция *C. septentrionalis* в зарослях десмарестии самостоятельного значения не имеет, хотя и может достигать вы-

Таблица 36

Размерный состав некоторых популяций *Caprella septentrionalis* Белого моря

Длина тела (мм)	Горло около губы Кислохи, заросли десмарестии, глубина 4—6 м, 19 VII 1950	Северная часть Онежского залива, среди водорослей у границы отлива, 13 IX 1950
28—30	♂ 7 + ♀ 0	—
26—28	0 + 0	—
24—26	0 + 0	—
22—24	20 + 0	—
20—22	88 + 0	—
18—20	108 + 0	—
16—18	81 + 7	—
14—16	14 + 88 (27)	—
12—14	14 + 230 (74)	♂ 13 + ♀ 0
10—12	0 + 7	211 + 26
8—10	*54*	132 + 132
6—8	*121*	*328*
4—6	*147*	*158*
2—4	*14*	—
Всего	332 + 325 (101)	356 + 158

Примечание. В скобках — количество самок с зародышами, найденное в популяции; курсив — неполовозрелая молодь.

сокой численности, поддерживаемой миграциями основной популяции, размножающейся на литорали. Иными словами, особи, живущие среди десмарестии, в основной массе являются остатками литоральной популяции, совершающей сезонные вертикальные миграции.

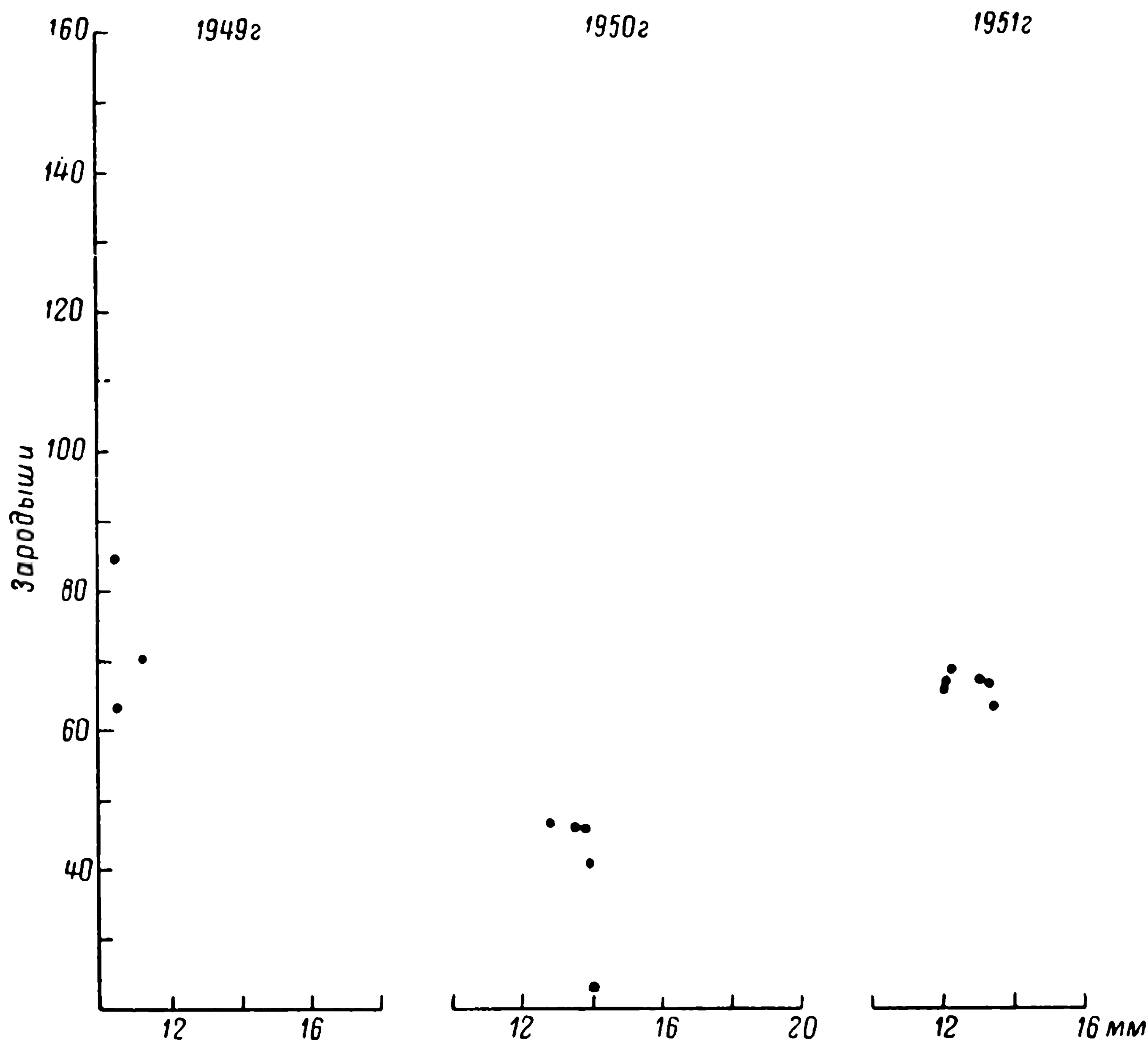


Рис. 73. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Caprella septentrionalis*, обитающих на литорали открытых берегов Восточного Мурмана.

В Белом море систематических наблюдений по этому виду не было (табл. 36).

Как видно, для июльской популяции Горла Белого моря характерно наличие двух поколений: большого количества взрослых особей прошлого

Таблица 37

Сравнение плодовитости (индивидуальной/относительной) самок различных поколений и популяций *Caprella septentrionalis*

Длина тела (мм)	Средний вес (мг)	Баренцево море			Белое море		
		у границы отлива вдоль полуоткрытых берегов, IV—V 1949	IV—V 1950	IV—V 1951	у границы отлива вдоль закрытых берегов, IV—V 1950	глубина 4—8 м, IV—V 1950	северная часть Горла, глубина 4—8 м
18—20	34	—	128/3765	—	—	—	—
16—18	25	—	106/4240	—	—	92/3680	—
14—16	18	132/7333	69/3833	78/4333	76/4222	64/3550	91/5056
12—14	14	83/5929	66/4713	85/6071	61/4357	49/3500	63/4500
10—12	10	78/7800	77/7700	75/7500	48/4800	53/5300	—

года рождения и молоди текущего года рождения, достигающей к этому времени в общем таких же размеров, как и на Восточном Мурмане. Сентябрьская популяция из Онежского залива оказалась составленной только одним поколением текущего года рождения.

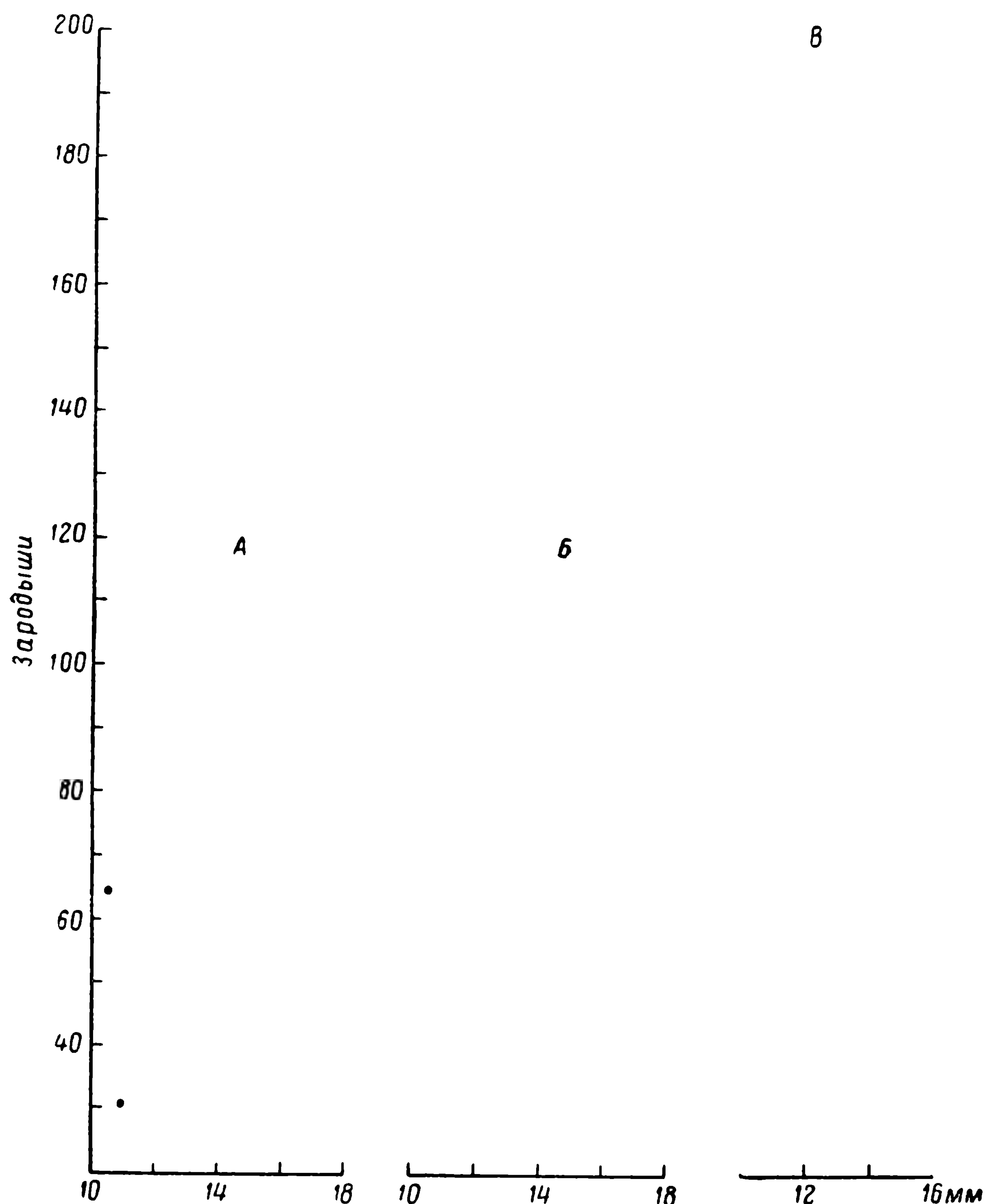


Рис. 74. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Caprella septentrionalis*, населяющих различные местообитания Восточного Мурмана и Белого моря.

А — литораль закрытых участков Восточного Мурмана. *Б* — заросли десмарестии на глубине 4—6 м в губах Восточного Мурмана. *В* — заросли десмарестии на глубине 4—6 м в северной части Горла Белого моря.

Размеры икроносных самок и их плодовитость с 1949 по 1951 г. изменялись мало (рис. 73). В апреле—мае 1949 г. длина тела размножающихся самок была от 10.2 до 16.3 мм, а плодовитость — от 38 до 148, в среднем каждая самка вынашивала 84 зародыша; в эти же месяцы 1950 г. размеры самок были от 10.3 до 19.1 мм, количество вынашиваемых зародышей колебалось от 21 до 133, в среднем 71; в 1951 г. размеры самок — от 10.3 до 15.2 мм, а плодовитость — от 41 до 151, в среднем 84.

Такая же незначительная изменчивость плодовитости и размеров самок обнаруживается при сравнении между собой сборов с различных участков (рис. 74). На литорали илисто-песчанистых пляжей закрытых участков

Восточного Мурмана размеры самок колеблются от 10.3 до 16.0 мм, а плодовитость — от 30 до 106, в среднем каждая самка вынашивает здесь лишь 68 зародышей; почти такая же плодовитость у самок, населяющих заросли десмарестии: размеры их от 11.0 до 18.0 мм, а плодовитость — от 30 до 106, в среднем 61. В северной части Горла Белого моря самки, населяющие заросли десмарестии в июле, имеют длину тела от 12.0 до 16.0 мм и вынашивают от 27 до 192 зародышей, в среднем 71.

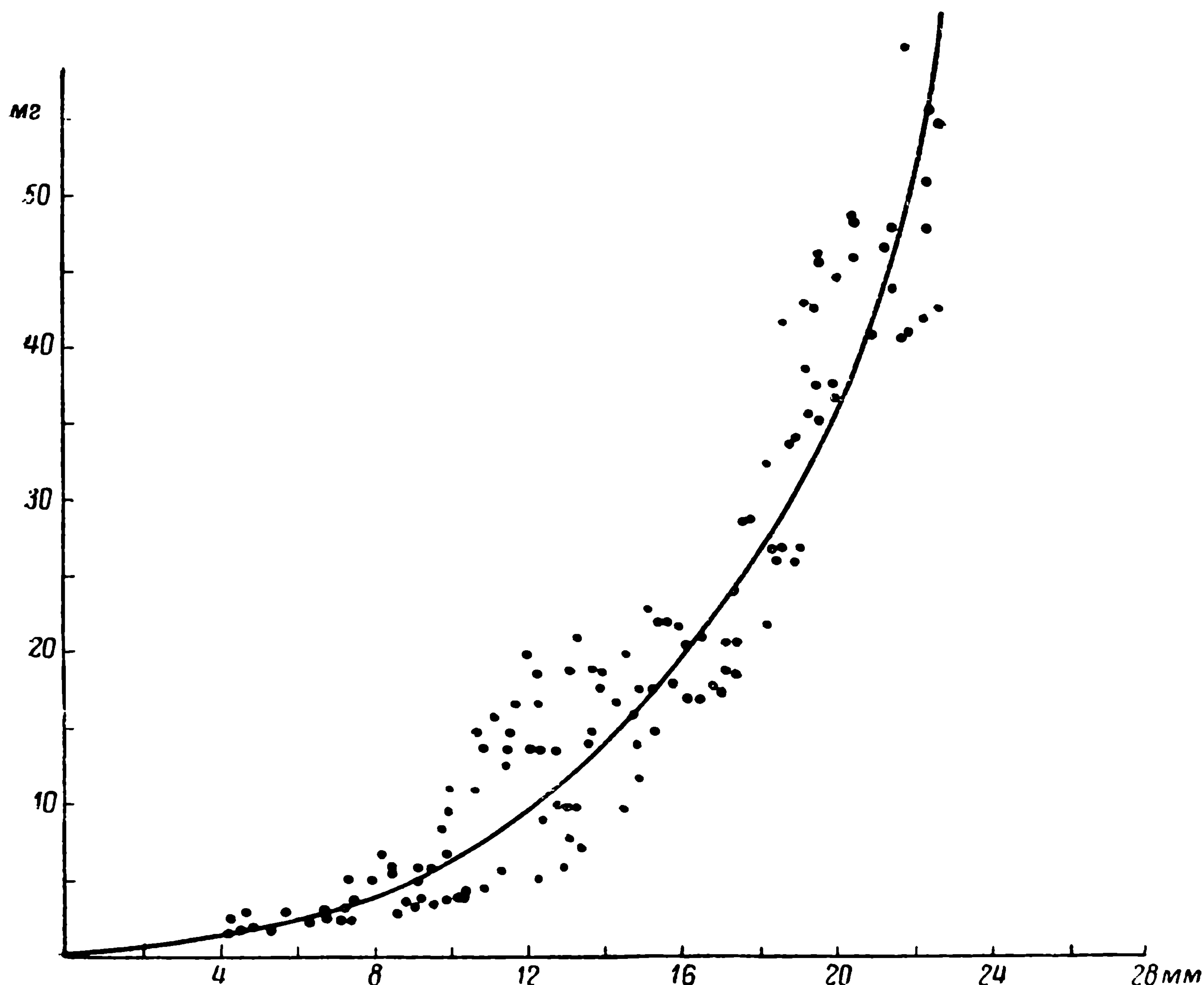


Рис. 75. Длина тела и живой вес *Caprella septentrionalis*.

На литорали Восточного Мурмана апрельская или майская популяция в 1000 особей рождает за весь период размножения в разные годы и в различных условиях от 18 до 40 000 экз. молоди. Такая же популяция в зарослях десмарестии дает в течение года не более 5—12 000 молодых животных.

Относительная плодовитость самок этого вида значительно более высокая по сравнению с большинством изученных видов и колеблется от 3500 до 7800 зародышей на каждый грамм живого веса (табл. 37). С увеличением размера тела (в пределах каждой популяции) относительная плодовитость понижается. Самые крупные особи имеют вес не более 60 мг (рис. 75).

Таким образом, биологические свойства *C. septentrionalis* в Баренцевом и Белом морях характеризуются следующим.

1. В Баренцевом море *C. septentrionalis* образует большие скопления в нижнем отделе литорали среди водорослей. Небольшие поселения встречаются и в сублиторали среди ламинарий, десмарестии и красных водорослей до глубины 40—50 м. Литоральная популяция совершает сезонные миграции: зимой она уходит в сублитораль, а весной возвращается обратно

Южнее Горла Белого моря массовые поселения этого вида обнаружены в Онежском и Кандалакшском заливах среди водорослей у границы отлива или ниже.

2. Более или менее полно изучен жизненный цикл *C. septentrionalis* только в Баренцевом море. Продолжительность жизни этого вида не превышает 1 года. Самцы к концу жизни достигают длины 28 мм на литорали и 30 мм в сублиторали, а самки 20 мм на литорали и 22 мм в сублиторали.

3. Половая зрелость наступает в возрасте около 9 месяцев. Каждая самка размножается 1 раз в жизни, после чего обычно погибает. Откладывание яиц начинается на литорали в апреле и заканчивается для всей популяции в мае—июне; весь этот процесс протекает при температуре воды 0—4° Молодь рождается в июне—июле при температуре воды 5—10°.

В сублиторальной популяции икрометание начинается в мае при температуре воды около 2.5—3.0°, а молодь рождается в июле при температуре воды 6—9°

Родившаяся молодь в некоторые годы к концу лета достигает половой зрелости и размножается.

Размножающиеся самки в разные годы и в разных местообитаниях имеют длину тела от 10.2 до 19.1 мм и вынашивают в среднем от 61 до 84 зародышей.

Популяция в 1000 особей в разные годы и в разных местообитаниях дает за период размножения от 5 до 40 000 экз. молоди.

РАВНОГИЕ РАКИ

Idothea baltica (Pallas)

Нам не удалось найти сведений о биологии *I. baltica* в североатлантических водах; имеется лишь несколько работ, посвященных изучению экологии и жизненного цикла этого вида в Черном море (Годзикевич, 1906; Желтенкова, 1951; Рога Е., Рога М., 1950). В юго-восточной части Черного моря взрослые *I. baltica* летом живут в зоне прибоя на каменистых грунтах, а молодь опускается на глубину 3—4 м и населяет заросли водорослей. Зимой вся популяция поднимается к поверхности воды и держится около различных плавающих предметов. Самые крупные самцы имеют здесь длину тела 20.5 мм, а самые крупные самки — 17 мм; самые мелкие половозрелые самки имеют длину 8 мм. За 50 дней жизни самки *I. baltica* вырастают в среднем до 9.5 мм длины, а самцы — до 11 мм. Половая зрелость, по наблюдениям в августе—сентябре, у самок наступает в возрасте 50 дней. Размножение начинается в феврале и заканчивается в октябре. Продолжительность периода инкубации в июле при средней месячной температуре воды 23.6° составляет 11 дней, а в октябре при средней температуре 20.8° — 13 дней. Каждая самка вынашивает от 17 до 54 зародышей, в среднем 34. Достоверных сведений о том, сколько раз в году размножается одна самка, в цитируемых работах не приводится.

I. baltica крайне вынослив к колебаниям различных факторов внешней среды. Она выдерживает колебания солености от 9 до 29‰, может до 9 суток быть без пищи, до 6—7 час. сохраняет жизнедеятельность при отсутствии кислорода, при высыхании безболезненно теряет до 30% собственного веса и т. п. Однако в условиях Черного моря *I. baltica* не выдерживает низких температур и погибает от воздействия температуры ниже 3° В наших водах, по материалам Ю. И. Полянского, этот вид выдерживает замораживание при температуре —4—6° в течение 12 час. и затем снова оживает при оттаивании. Этот факт показывает, насколько широко изменяется отношение организма к воздействию факторов внешней среды в различных частях его ареала. Это окажется еще более заметным при описании жизненного цикла *I. baltica* в водах Восточного Мурмана.

В водах Восточного Мурмана *I. baltica* считается одним из недавних пришельцев: Е. Ф. Гурьянова (1932) указывает, что этот вид восточнее п-ва Рыбачий не заходит. Ряд исследователей (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930) в свое время вообще считали ошибочным утверждение других авторов о нахождении *I. baltica* на Восточном Мурмане, не обнаруживали они его и в Кольском заливе.

Трудно судить, в какой мере подобное утверждение соответствовало в то время действительности; во всяком случае в течение последних 15 лет этот вид ежегодно встречается в районе губы Дальне-Зеленецкой, но далее к востоку (у Семи Островов) он не найден, несмотря на специальные поиски. Весьма возможно, что крайней восточной границей его распро-

странения является именно район губы Дальне-Зеленецкой (36-й меридиан). В Белом море этот вид отсутствует.

Естественно поэтому, что все наши наблюдения охватывают лишь один участок. О региональных изменениях биологических свойств у особей *I. baltica* пока ничего сказать невозможно.

В губе Дальне-Зеленецкой в течение круглого года *I. baltica* обитает в зарослях *Desmarestia aculeata* на глубине 4—12 м, подвергаясь здесь воздействию температуры от —1 до +11° Летом иногда массами поднимается на литораль затишных участков, что наблюдалось, например, в 1937 и 1939 гг. В теплые зимы может встречаться на литорали в течение круглого года: по данным Т. А. Матвеевой (1948), зимой 1938/39 г. на 1 м² зарослей Fucus serratus приходилось 244 особи. В губе Дальне-Зеленецкой этот вид поселяется на литорали только в самое благоприятное время, а с наступлением похолодания или погибает, или уходит в заросли десмарестии.

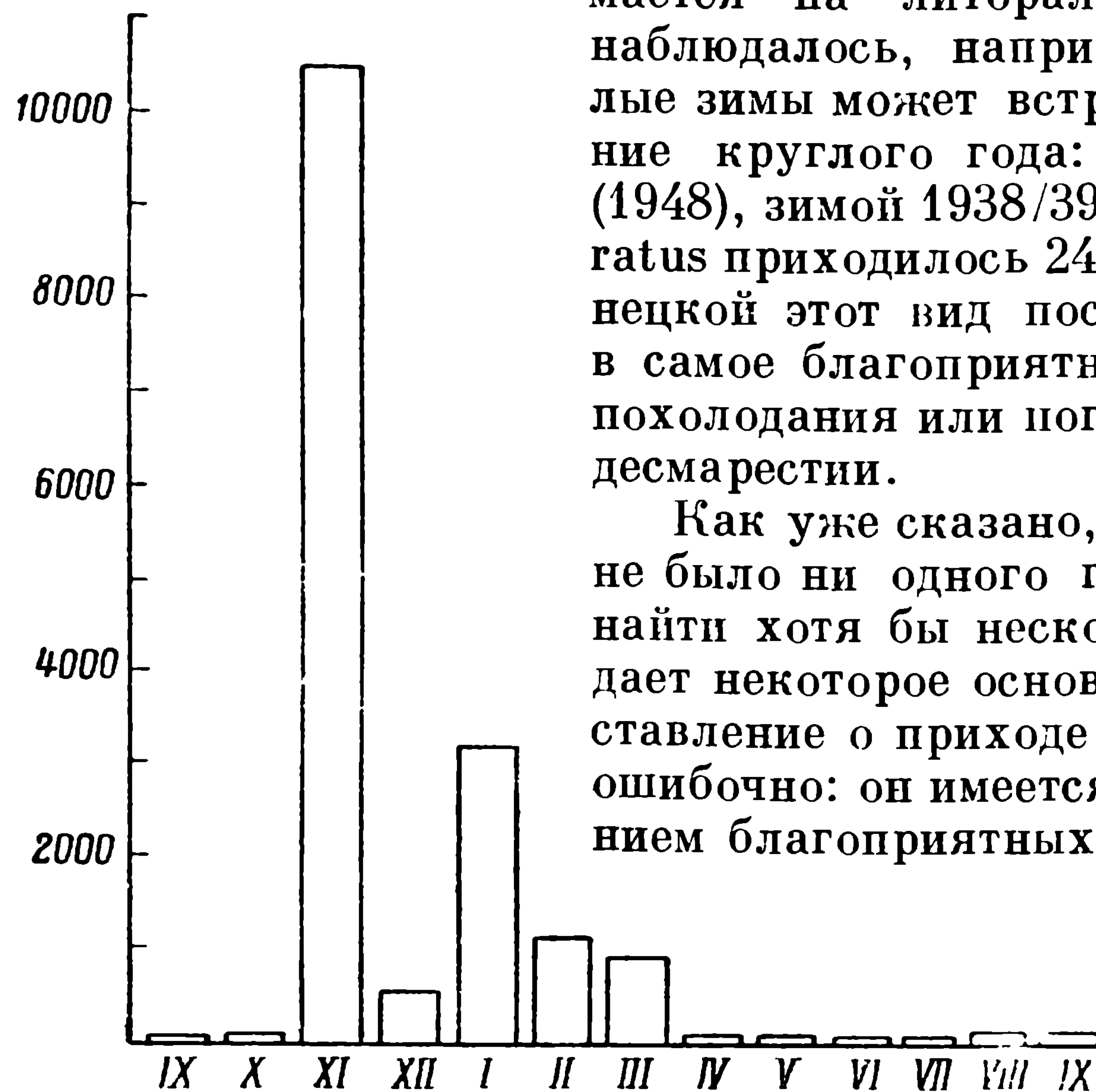


Рис. 76. Количество особей *Idothea baltica* на 1 кг Desmarestia aculeata, обитавших на глубине 4—8 м в губе Дальне-Зеленецкой на Восточном Мурмане в течение 1939—1940 гг.

Как уже сказано, в течение последних 15 лет не было ни одного года, когда бы не удавалось найти хотя бы нескольких особей *I. baltica*; это дает некоторое основание предполагать, что представление о приходе его в теплые годы с запада ошибочно: он имеется здесь всегда, лишь с появлением благоприятных условий очень быстро дает вспышку массового размножения, занимая в эти годы не только заросли десмарестии, где встречается постоянно, но и заросли литоральных фукоидов.

Среди зарослей десмарестии в губе Дальне-Зеленецкой численность идотеи подвержена частым и резким изменениям. Наибольшая численность (10 595 особей на 1 кг десмарестии) наблюдалась в ноябре 1939 г., в последующие месяцы численность резко упала и более 3210 особей на 1 кг десмарестии не поднималась (рис. 76). До 1949 г. здесь изредка можно было находить лишь единичных особей. В 1949 и 1950 гг. численность заметно возросла, но далеко еще не достигала уровня 1939 г. (рис. 77).

Резкие колебания численности обеспечиваются способностью *I. baltica* к быстрому размножению при малейшем улучшении условий существования, ранним наступлением половой зрелости и довольно высокой плодовитостью. Наблюдения в садке показали, что половая зрелость самок в июле—августе при температуре воды 10—12° может наступить в возрасте около 2 месяцев при общей продолжительности жизни не более 1 года. Как правило, самки размножаются только 1 раз в жизни, как редкое исключение — 2 раза. Самцы обладают большей скоростью роста и достигают бóльших размеров по сравнению с самками (табл. 38). В течение всего периода наблюдения самцы были значительно крупнее самок, например, в августе самые крупные самки были на 4 мм меньше самых крупных самцов, а в январе — на 12 мм. Поэтому рассмотрим скорость роста и продолжительность жизни отдельно у самцов и самок (табл. 38). В августе среди самцов было 3 поколения: первое, родившееся в июне—июле, занимало размерные группы от 10 до 18 мм; второе, родившееся в апреле—

Таблица 38

Биологический анализ популяции в 1000 особей *Idothea baltica*, населяющих в разное время года заросли Desmarestia aculeata на глубине 4—8 м в губе Дальне-Зеленецкой

Длина тела (мм)	27 VIII 1950	27 IX 1950	23 X 1950	27 XI 1950	14 XII 1950	26 I 1951	5 III 1952
32—34	—	—	—	—	—	♂ 13 + ♀ 0	—
30—32	—	—	—	—	♂ 5 + ♀ 0	9 + 0	♂ 18 + ♀ 0
28—30	—	—	♂ 13 + ♀ 0	♂ 45 + ♀ 0	33 + 0	4 + 0	53 + 0
26—28	—	♂ 17 + ♀ 0	17 + 0	75 + 0	38 + 0	18 + 0	53 + 0
24—26	♂ 81 + ♀ 0	52 + 0	92 + 0	164 + 0	43 + 0	4 + 0	36 + 0
22—24	27 + 0	60 + 0	60 + 0	89 + 0	28 + 10 (10)	22 + 0	19 + 9
20—22	54 + 54 (27)	102 + 0	47 + 17	30 + 0	53 + 43 (17)	35 + 9	44 + 36 (9)
18—20	0 + 135 (108)	17 + 51 (22)	77 + 31 (16)	30 + 30	48 + 10 (5)	22 + 49	18 + 27 (9)
16—18	27 + 136 (28)	52 + 110 (76)	92 + 154 (46)	0 + 134	58 + 48 (24)	9 + 22 (9)	27 + 80 (35)
14—16	52 + 29	85 + 128 (34)	108 + 46	60 + 163	5 + 10 (5)	31 + 26 (9)	53 + 27 (9)
12—14	55 + 53	94 + 68	47 + 0	0 + 17	24 + 5	31 + 0	80 + 27
10—12	26 + 194	35 + 17	15 + 15	5 + 8	44 + 38	11 + 11	117 + 53
8—10	0 + 77	17 + 35	0	14 + 14	*149*	*206*	98 + 89
6—8	—	*43*	*92*	*62*	*293*	*338*	18 + 18
4—6	—	*17*	*77*	*60*	*15*	*121*	—
2—4	—	—	—	—	—	*9*	—
Итого	322 + 678 (163)	531 + 409 (132)	568 + 263 (62)	512 + 366	379 + 164 (61)	209 + 117 (18)	634 + 366 (62)

Примечание. В скобках — количество самок с зародышами, найденное в популяции; курсив — неполовозрелая молодь.

мае, — от 20 до 24 мм; третье, родившееся в феврале—марте, — от 24 до 26 мм. Таким образом, наиболее старшие особи имели возраст около 6 месяцев; эти самцы доживают, по-видимому, до октября или ноября и затем погибают, имея продолжительность жизни не более 9 месяцев и достигая к этому времени длины тела около 30 мм. Особи, родившиеся в апреле—мае, основной своей массой в октябре—ноябре занимают размерные группы 24—26 мм; в январе они достигали размеров 26—28 мм, а в марте некоторое количество их имелось, видимо, среди самых крупных самцов с длиной тела от 28 до 32 мм. Появление в январе некоторого количества самцов длиной 32—34 мм, возможно, является следствием перехода сюда остатков литоральной популяции. Продолжительность жизни этого поколения самцов была около 11 месяцев. Самое молодое поколение самцов августовской популяции в октябре—ноябре основной своей массой достигало размеров 14—16 мм, в декабре — 16—18 мм, в январе — 20—22 мм, а в начале марта — 26—30 мм. В дальнейшем оно продержалось еще 1—2 месяца и исчезло. Продолжительность жизни его составила около 11 месяцев.

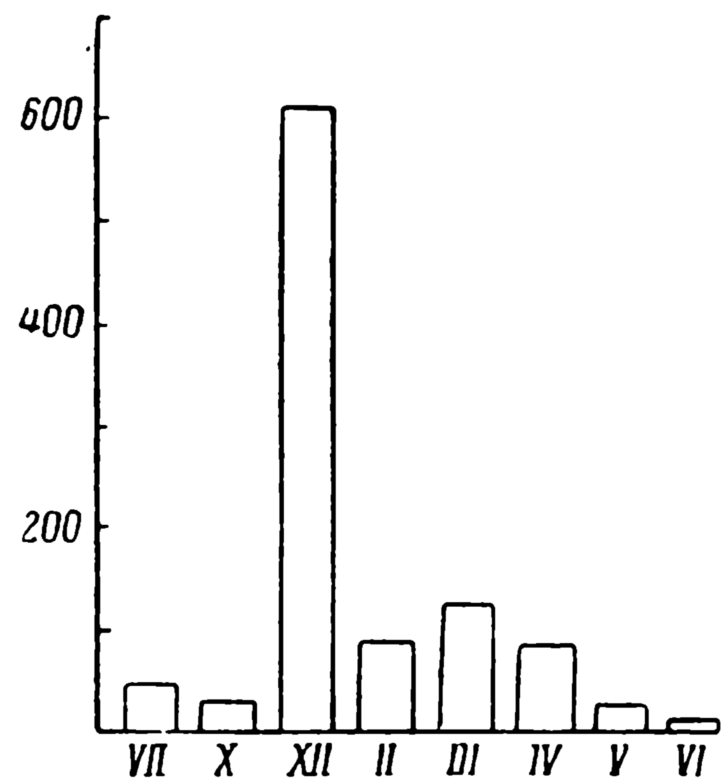


Рис. 77. Количество особей *Idothea baltica* на 1 кг Desmarestia aculeata, обитавших на глубине 4—8 м в губе Дальне-Зеленецкой на Восточном Мурмане в течение 1949—1950 гг.

Скорость роста самок сравнительно более низкая. В августе в популяции было 2 поколения самок: первое, родившееся в июне—июле, занимало размерные группы от 8 до 16 мм, и второе, родившееся в апреле—мае, занимало размерные группы от 14 до 22 мм; значительная часть более старших особей к этому времени достигала половой зрелости и уже вынашивала зародышей. Следовательно, половая зрелость самок этого поколения наступила в возрасте не более 3 месяцев. В конце сентября эти самки закончили размножение и полностью погибли, одновременно с этим достигли половой зрелости некоторые самки, родившиеся в июне—июле, а в ноябре и они, закончив размножение, погибают. Таким образом, самки этого поколения достигали половой зрелости в возрасте от 2 до 4 месяцев при общей продолжительности жизни от 3 до 5 месяцев.

Изложенный материал свидетельствует о том, что *I. baltica* в Баренцевом море обладает очень высокой биологической активностью, проявляющейся в раннем наступлении половой зрелости и в сравнительно короткой продолжительности жизни. Рассматривая материалы табл. 38, мы могли заметить, что размножение может происходить в любое время года. За период наших наблюдений не было ни одного месяца в году, когда бы самки не вынашивали зародышей. Однако в разные годы размножение протекает различно и нередко в том или ином месяце размножающихся самок не встречается вовсе:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сегментированные зародыши . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+
Вполне сформировавшаяся молодь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+

Например, в 1940 г. самки с зародышами не встречены в феврале и марте, в 1948 г. — с марта по июнь, в 1949 г. — в декабре и в 1950 г. — в ноябре.

Индивидуальная плодовитость самок широко изменчива даже в пределах одной и той же размерной группы (рис. 78). В общем длина тела размножающихся самок в течение 1949—1951 гг. колебалась от 12.9 до 26.7 мм (в среднем 18.2 мм), а плодовитость — от 18 до 386, составляя в среднем 133.

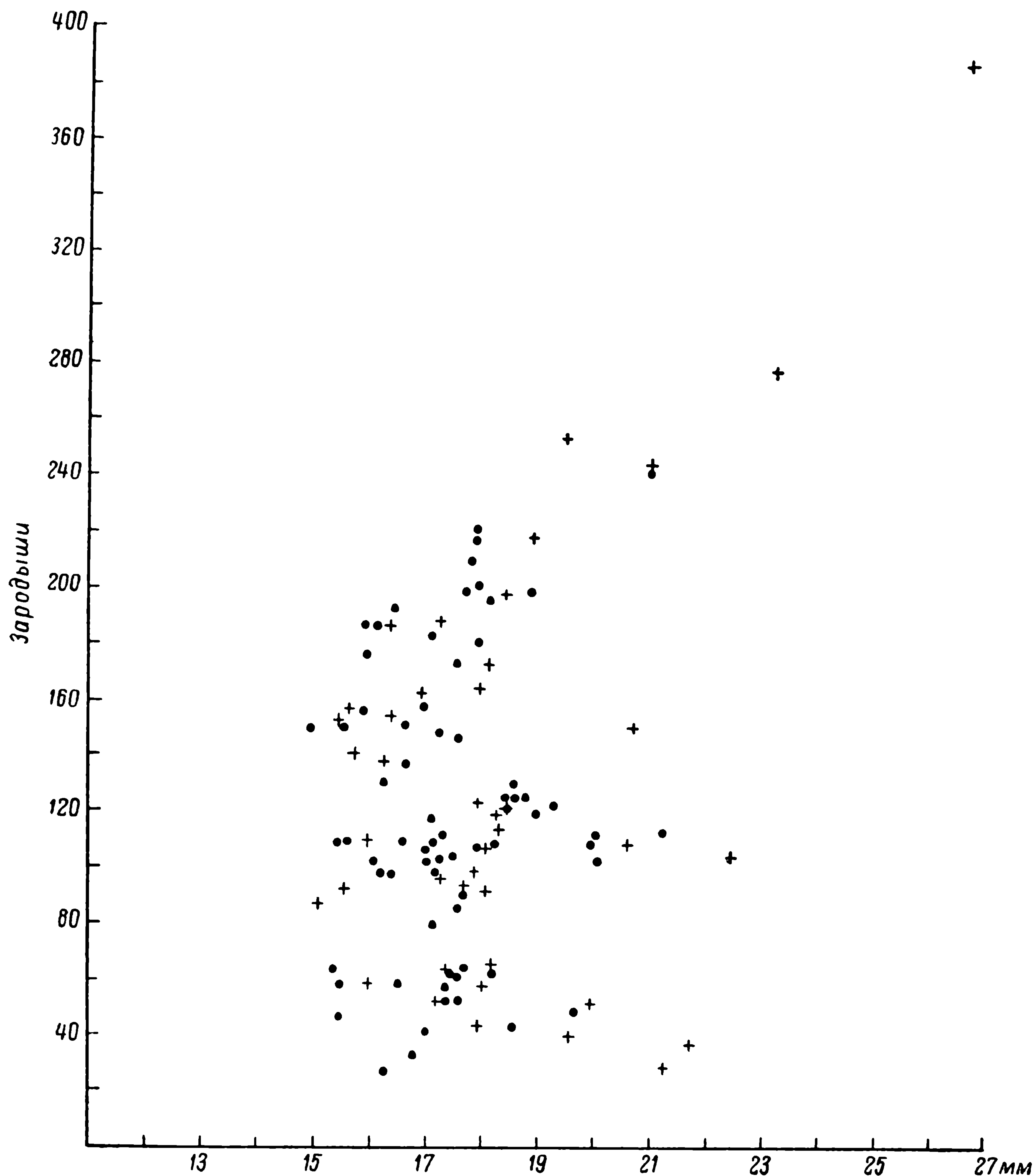


Рис. 78. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Idothea baltica*, обитавших в зарослях десмарестии на глубине 4—8 м в губе Дальне-Зеленецкой на Восточном Мурмане в течение 1949—1951 гг.

Точки — яйца и зародыши, *крестики* — вполне сформировавшаяся молодь.

Очевидно, все или почти все отложенные яйца успешно заканчивают развитие: различия в количестве только что отложенных яиц и вполне сформировавшейся молоди не обнаружены.

Размножающиеся самки в разное время года имеют практически одинаковые размеры тела, но плодовитость размножающихся в теплое время года значительно более высокая. Самки, размножающиеся в июле—августе вынашивают от 62 до 386 зародышей, в среднем 158, а размножающиеся

в феврале—марте — от 39 до 224, в среднем 109 (рис. 79). Относительная плодовитость летних самок приблизительно в 2 раза более высокая, чем зимних. Изменения относительной плодовитости по мере увеличения размера тела самок ясно выраженного закономерного характера не носят.

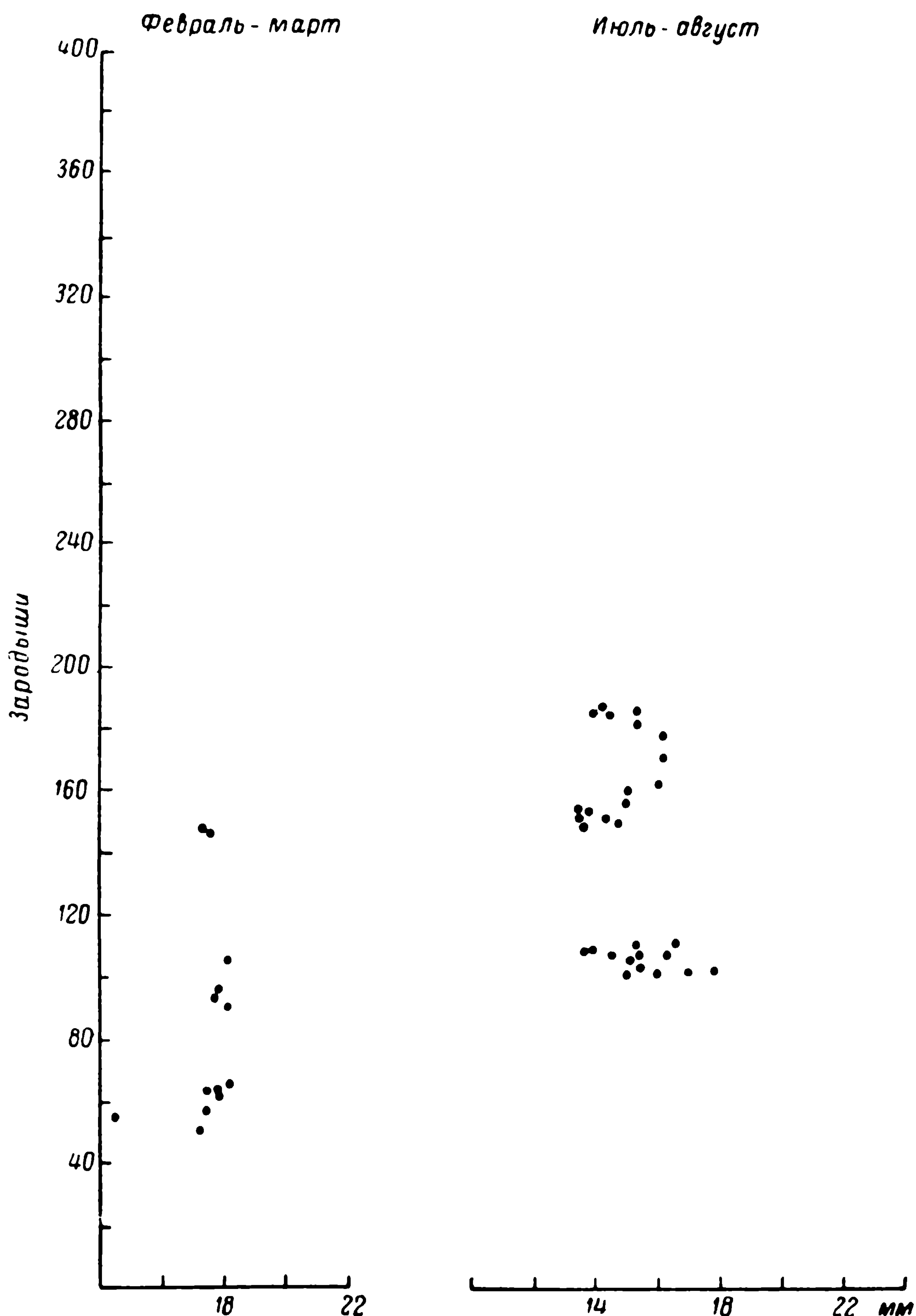


Рис. 79. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Idothea baltica*, обитавших в зарослях десмарестии на глубине 4—8 м в губе Дальне-Зеленецкой на Восточном Мурмане.

Тем не менее приведенный далее материал показывает, что увеличению размера тела чаще всего сопутствует уменьшение относительной плодовитости.

Длина тела размножающихся самок в 3—5 раз менее изменчива, чем плодовитость. Корреляция между длиной тела и плодовитостью выражена слабо и не всегда достоверна, что видно при сравнении плодовитости (индивидуальной/относительной) в разное время года:

Средняя длина тела (мм)	Средний вес (мг)	II—III	VII—VIII
24.5	217	—	250/1150
23.5	191	—	0
22.5	167	—	190/1140
21.5	146	50/340	250/1700
20.5	129	148/1154	290/2262
19.5	115	97/ 863	175/1558
18.5	102	108/1058	150/1470
17.5	89	110/1222	133/1490
16.5	76	110/1452	156/2059
15.5	63	79/1113	144/2290
14.5	52	55/ 1056	110/2112
13.5	42	—	0
12.5	32	—	89/2777

Количество одновременно вынашиваемых зародышей в разное время года сильно изменяется и в популяции в 1000 особей может достигать 37 935, чаще значительно меньше, но всегда во много раз превышает численность популяции. При средней продолжительности периода инкубации в один месяц общее количество молоди, рождаемой популяцией в 1000 особей в течение года, составляет около 95 000.

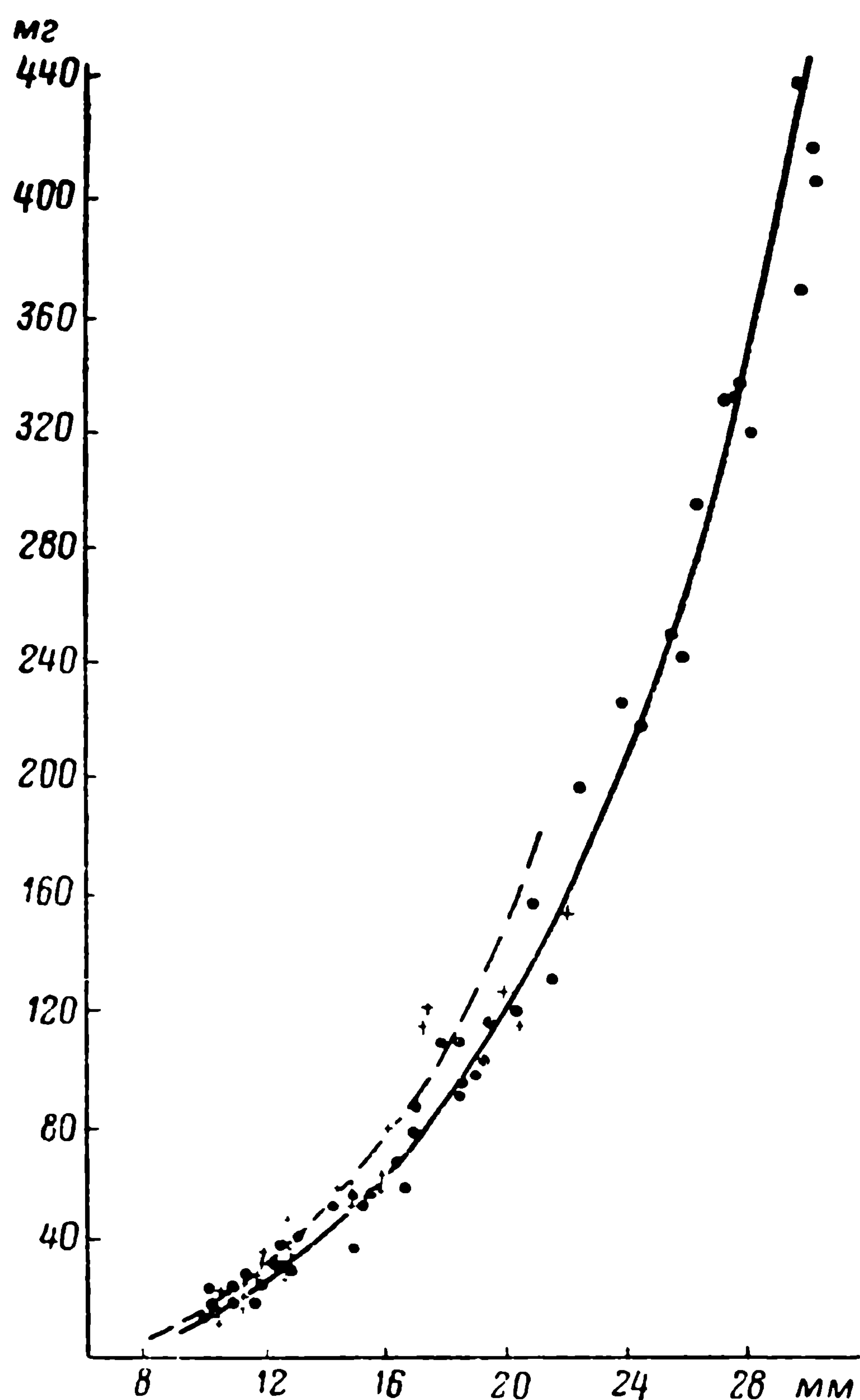


Рис. 80. Длина тела и живой вес *Idothea baltica*.
Крестики — самки; *точки* — самцы.

Вес тела хорошо коррелирует с его длиной (рис. 80); самые крупные особи имеют вес 437 мг. На основании изложенного биологические свойства *I. baltica* на Восточном Мурмане могут быть охарактеризованы следующим.

1. Район губы Дальне-Зеленецкой служит крайней северо-восточной границей географического ареала *I. baltica*. Основным местообитанием этого вида являются здесь заросли десмарестии на глубине 4—8 м, где он живет при сезонных колебаниях температуры от —1 до +11° Иногда *I. baltica* поднимается на литораль затишных участков губы и в отдельные годы держится здесь летом и зимой.

2. Численность *I. baltica* подтвержена резким сезонным и годовым колебаниям, что обеспечивается коротким жизненным циклом, ранним наступлением половой зрелости, высокой плодовитостью и способностью к размножению в любое время года.

3. Наиболее крупные самцы достигают длины тела 34 мм, а самки — 27 мм. Половая зрелость самок наступает в возрасте 2—4 месяцев, а общая продолжительность их жизни составляет от 3 до 6 месяцев. Каждая самка размножается один раз в жизни, лишь очень редко встречаются самки,

Таблица 39

Биологический анализ популяции в 1000 особей *Idothea granulosa*, обитающих на литорали открытого берега губы Дальне-Зеленецкой, 1950—1951 гг.

Длина тела (мм)	29 VIII	26 IX	27 X	10 XI	9 XII	8 II	24 II	9 IV
26—28	—	—	—	—	—	—	♂ 30 + ♀ 0	♂ 38 + ♀ 0
24—26	—	—	—	♂ 12 + ♀ 0	♂ 23 + ♀ 0	♂ 32 + ♀ 0	60 + 0	81 + 0
22—24	—	♂ 23 + ♀ 0	♂ 56 + ♀ 0	12 + 0	165 + 0	47 + 0	122 + 0	126 + 0
20—22	♂ 24 + ♀ 0	56 + 0	74 + 0	46 + 0	21 + 0	95 + 0	242 + 0	176 + 0
18—20	50 + 24	47 + 11 (11)	0	57 + 0	66 + 0	79 + 0	91 + 0	126 + 0
16—18	50 + 73 (73)	160 + 49 (49)	93 + 37 (37)	23 + 0	45 + 25	0	30 + 58	13 + 50 (25)
14—16	24 + 50 (25)	103 + 115 (23)	129 + 56 (19)	34 + 34 (34)	91 + 91	32 + 143	0 + 125	38 + 164 (38)
12—14	219 + 98 (74)	102 + 138	129 + 223 (18)	138 + 46 (23)	89 + 138	14 + 193 (15)	30 + 212	13 + 100 (14)
10—12	98 + 143	80 + 92	129 + 37	12 + 80	47 + 66	16 + 0	—	0 + 25
8—10	20 + 0	12 + 12	37 + 0	20 + 26	23 + 22	79 + 16	—	0
6— 8	*127*	—	—	*46*	*88*	*143*	—	*25*
4— 6	—	—	—	*402*	—	*111*	—	*25*
2— 4	—	—	—	*12*	—	—	—	—
Всего	485 + 388 (172)	583 + 417 (83)	647 + 353 (74)	354 + 186 (57)	570 + 342	394 + 352 (15)	605 + 395	611 + 339 (77)

Примечание. В скобках — количество самок с зародышами, найденное в популяции; курсив — неполовозрелая молодь.

размножающиеся вторично, продолжительность их жизни в этом случае составляет не более 8 месяцев.

4. Длина тела размножающихся самок колеблется от 12.9 до 26.7 мм, каждая самка вынашивает в среднем от 109 до 158 зародышей. Самки, размножающиеся летом, обладают более высокой плодовитостью, чем размножающиеся зимой, при одинаковых с ними размерах тела.

Популяция в 1000 особей в течение года дает потомство около 95 000 особей.

Idothea granulosa Rathke

В отличие от предшествующего вида, поселяющегося преимущественно в губах и на защищенных от прибоя участках, *I. granulosa* предпочитает условия несколько большей прибойности и массовые поселения нередко образует на литоральных фукоидах каменистых россыпей открытых и полузакрытых берегов Восточного Мурмана. Кроме фукоидов, молодь в большом количестве часто заселяет заросли Rhodymenia и Halosaccion. В сублиторали этот вид практически никогда не бывает, а всю свою жизнь проводит обычно на литорали, подвергаясь воздействию температуры от —1.5 до +16° и солености не ниже 30‰.

Е. Ф. Гурьянова (1932) указывает, что *I. granulosa* распространен на Восточном Мурмане до Горла Белого моря, однако мы находили значительные

поселения его только до о. Б. Харлов, далее к востоку, несмотря на специальные поиски, не удалось обнаружить даже единичных особей.

Отсутствие миграций и более оседлый образ жизни по сравнению с *I. baltica* обеспечивают этому виду и более постоянную численность, без резких вспышек массового размножения и без периодов крайней депрессии. В среднем на 1 м^2 зарослей фукоидов численность *I. granulosa* колеблется от 165 до 908 особей; плотность поселений на 1 м^2 поверхности водорослей составляет до 273 особей. Некоторое возрастание численности наблюдается в конце лета и осенью; зимой и весной численность наименьшая.

Самцы всегда крупнее самок и обладают повышенной скоростью роста; это обстоятельство вынуждает отдельно рассмотреть продолжительность жизни и скорость роста самцов и самок.

В августовской популяции среди самцов имеется поколение, родившееся в апреле и занимающее основной своей массой размерную группу от 12 до 14 мм (табл. 39). Кроме этого, в популяции имеются, видимо, еще остатки февральского поколения самцов, размеры которых более 18 мм. Наконец, среди молоди, родившейся в июле и августе, с еще неясно выраженным половым диморфизмом также, очевидно, имеется некоторое количество самцов.

Проследим судьбу этих трех поколений.

Самцы февральского поколения в течение августа погибают, следовательно, продолжительность их жизни около 6 месяцев, а длина тела не более 22 мм. Самцы апрельского поколения в сентябре смешиваются с июльским поколением самцов и хорошо различимы лишь в октябре, когда они достигают размеров 20—24 мм. В дальнейшем этих самцов можно обнаружить еще в ноябрьской популяции, но затем они уже исчезают; их продолжительность жизни 5—6 месяцев, а размеры до 26 мм. Самцы июльского поколения живут до апреля—мая будущего года, достигая наиболее крупных размеров (28 мм) и наиболее высокой продолжительности жизни (до 9—10 месяцев).

Среди самок августовской популяции можно различать 2 поколения: апрельское, занимающее размерные группы от 14 до 20 мм, и июльское, имеющее размеры до 14 мм. В апрельском поколении размножалось большинство самок, а некоторые из них размножение уже закончили. Все апрельское поколение закончило размножение в течение августа и к октябрю исчезло из популяции. Таким образом, это поколение самок достигло половой зрелости в возрасте 3—5 месяцев и имело продолжительность жизни около 6 месяцев. Самки июльского поколения достигли половой зрелости в октябре—ноябре и погибли после окончания размножения ранее 9 декабря. Это поколение, как видно, достигло половой зрелости в возрасте около 3 месяцев и имело продолжительность жизни не более 4—5 месяцев. Самки, родившиеся в ноябре, достигают половой зрелости к началу апреля, т. е. в возрасте около 4 месяцев; в течение этого месяца они дают поколение молоди и живут до начала мая, т. е. продолжительность их жизни составляет 5—6 месяцев. Общей характерной чертой *I. granulosa*, так же как и *I. baltica*, являются непрекращающийся рост особей в течение круглого года и быстрая смена одного поколения другим:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
Сегментированные зародыши	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—
Вполне сформировавшаяся молодь	—	+	—	+	—	—	+	+	—	—	+	—

В отличие от *I. baltica* самки этого вида никогда не размножались в декабре; кроме этого, характерно отсутствие самок с вполне сформиров-

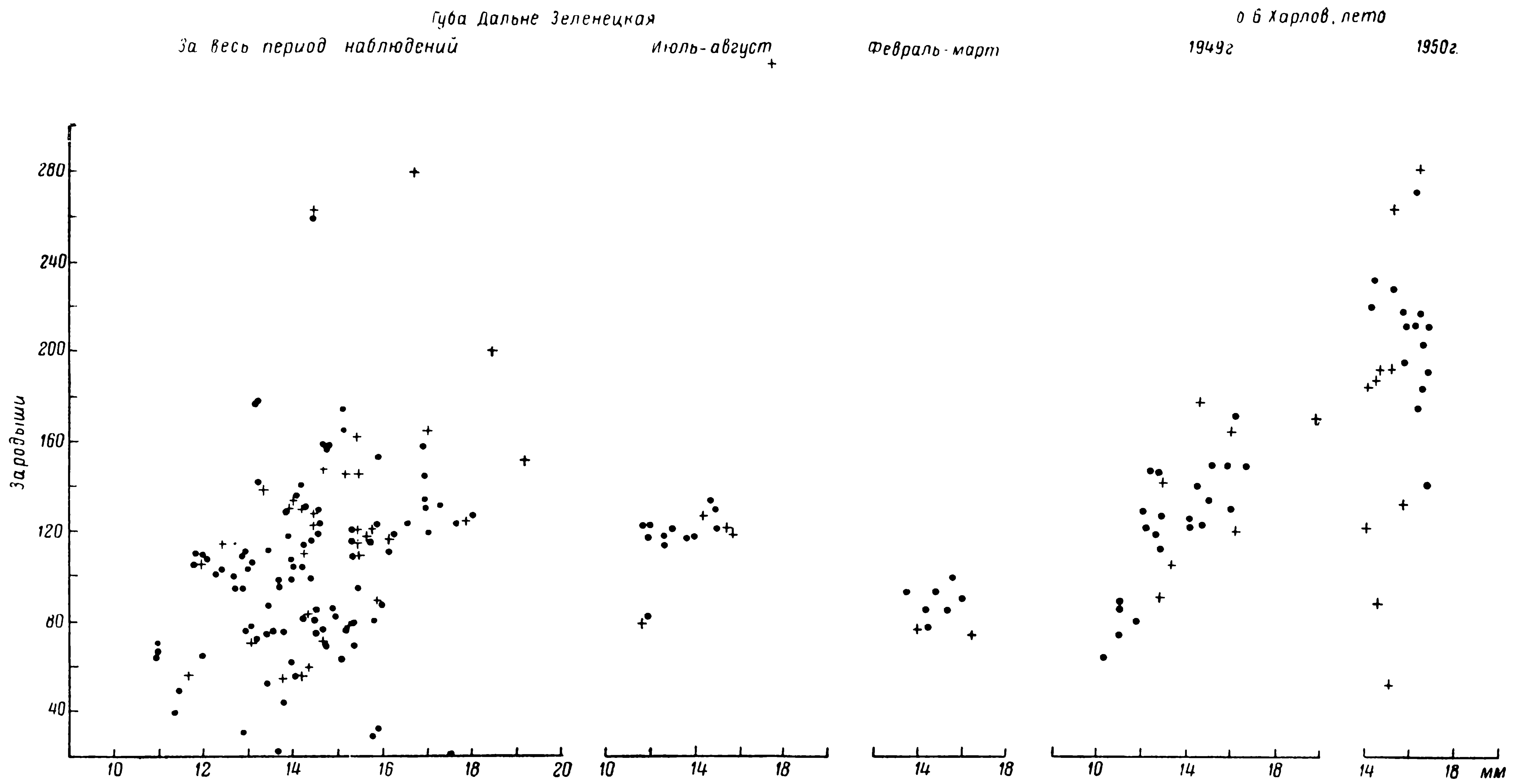


Рис. 81. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Idothea granulosa*, обитающих на литорали Восточного Мурмана.

Точки — яйца и зародыши; *крестики* — вполне сформировавшаяся молодь.

шейся молодью в выводковых камерах в январе, марте, мае—июне и в сентябре—октябре. В соответствии с этим массовое рождение молоди имело место только в апреле, июле—августе и в ноябре. В другое время года рождение молоди, если и происходит, то в этом участвует очень незначительное число самок, которые в наших сборах не встречались вовсе.

В течение периода наблюдений длина тела размножающихся самок колебалась от 9.6 до 20.5 мм, составляя в среднем 14.5 мм. Индивидуальная плодовитость этих самок была от 18 до 307, в среднем 122. Корреляция между длиной тела и плодовитостью очень незначительная (рис. 81). Гибель яиц за время их развития, по-видимому, очень незначительна, так как различий между количеством ранних и поздних стадий развития зародышей обнаружить не удалось.

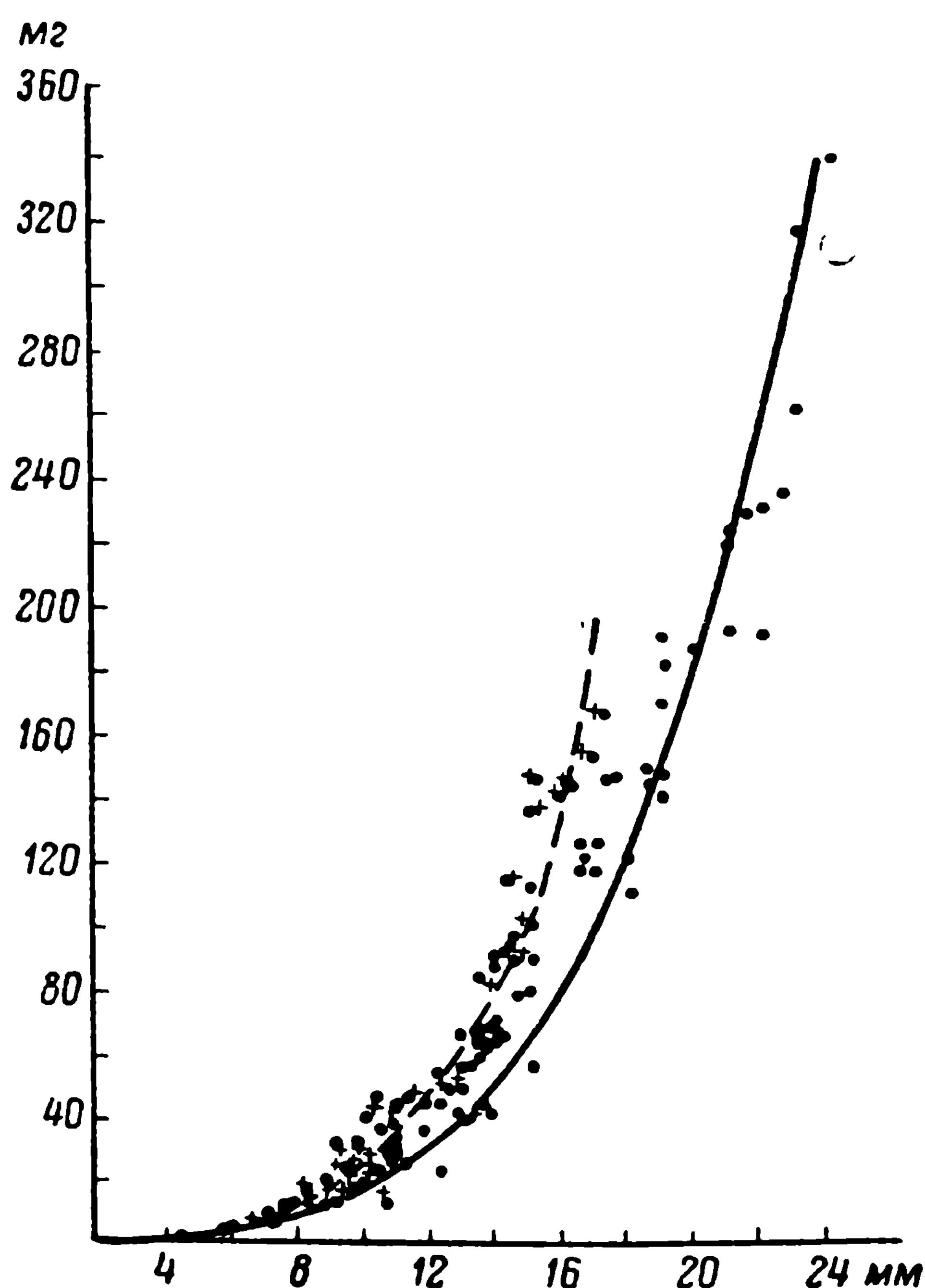


Рис. 82. Длина тела и живой вес *Idothea granulosa*.

Крестики — самки; *точки* — самцы.

Самки, размножающиеся летом, при меньшей длине тела имеют значительно более высокую плодовитость. Например, в июле — августе размножающиеся самки имеют длину тела от 10.2 до 20.5 мм, в среднем 14.7 мм, а плодовитость — от 39 до 307, в среднем 126. В феврале—марте длина тела размножающихся самок колеблется от 13.5 до 17.0 мм, составляя в среднем уже 15.2 мм. Различие в длине тела летних и зимних самок статистически недостоверно, поэтому, может быть, вернее считать, что в обоих случаях длина тела размножающихся самок практически одинакова. Иначе обстоит дело в отношении плодовитости: зимние самки вынашивают от 43 до 130 зародышей, в среднем только 82. Различия в плодовитости летних и зимних самок, как это видно, весьма существенны и статистически вполне достоверны. Укажем еще, что корреляция между длиной тела и плодовитостью у зимних самок весьма слабая и статистически недостоверна (рис. 82) (см. Приложение).

На литорали о. Б. Харлов, являющейся восточной границей распространения этого вида, отличий в сроках размножения по сравнению с тем, что наблюдалось в губе Дальне-Зеленецкой, нет. В июле—августе размножающиеся самки имели здесь в 1949 г. длину тела от 9.2 до 19.5 мм, в среднем 13.6 мм; в 1950 г. — от 14.0 до 18.8 мм, в среднем 15.7 мм. В 1949 г. каждая самка вынашивала в этих условиях от 32 до 198 зародышей, в среднем 104. В 1950 г. плодовитость резко возросла и каждая самка вынашивала уже от 31 до 307 зародышей, в среднем 177 (рис. 81). Различия как в размерах тела, так и в размерах плодовитости статистически вполне достоверны. Корреляция между длиной тела и плодовитостью сравнительно слабая, а в 1950 г. была недостоверной. Таким образом, в этом крайнем пункте географического ареала *I. granulosa* не обнаруживает признаков угнетения, а в отношении плодовитости отличается даже некоторым преимуществом по сравнению с особями из губы Дальне-Зеленецкой.

По мере увеличения длины тела размножающихся самок индивидуальная плодовитость далеко не всегда возрастает, а относительная плодовитость, как правило, обратно пропорциональна размеру тела (табл. 40).

Августовская популяция в 1000 особей одновременно вынашивала 19 970 зародышей.

Вес тела хорошо коррелирует с его длиной (рис. 82).

Основные биологические свойства *I. granulosa* могут быть определены следующим.

1. В Баренцевом море *I. granulosa* является типичным литоральным обитателем, населяющим заросли водорослей открытых и полузакрытых берегов Восточного Мурмана. Здесь этот вид живет при сезонных колебаниях температуры от —1.5 до +16° и при солености не ниже 30‰.

Таблица 40

Сравнение плодовитости (индивидуальной/относительной) самок *Idothea granulosa* на Восточном Мурмане

Длина тела (мм)	Средний вес (мг)	За весь период наблюдений	Губа Дальне-Зеленецкая		О. Большой Харлов	
			II—III	VII—VIII	VII—VIII 1949	VII—VIII 1950
20—21	199	120/ 603	—	119/598	—	—
19—20	179	148/ 827	—	—	149/ 833	—
18—19	156	123/ 788	—	—	—	220/1410
17—18	135	118/ 874	—	163/1208	41/ 304	230/1704
16—17	117	145/1238	95/ 811	170/1451	130/1110	188/1606
15—16	95	122/1285	83/ 874	130/1369	141/1285	174/1831
14—15	77	113/1468	78/1015	123/1598	118/1533	158/2042
13—14	61	96/1573	65/1065	106/1737	98/1606	130/2131
12—13	49	98/2000	—	90/1837	101/2061	—
11—12	39	83/2128	—	77/1974	83/2128	—
10—11	29	81/2993	—	39/1345	60/2069	—
9—10	20	32/1600	—	—	32/1600	—

2. Продолжительность жизни разных поколений *I. granulosa* колеблется от 4 до 6 месяцев. Наиболее крупные самцы достигают длины 28 мм, а самки — 20 мм (точнее 20.5 мм).

3. Половая зрелость самок наступает в возрасте 3—5 месяцев. Размножающиеся самки встречаются почти в течение круглого года, кроме декабря. Массовое рождение молоди происходит в апреле, в июле—августе и в ноябре.

4. Длина тела размножающихся самок различных поколений колеблется от 9.2 до 20.5 мм, а средняя плодовитость от 82 до 177. Самки, размножающиеся летом, обладают более высокой плодовитостью по сравнению с размножающимися зимой.

Idothea pelagica Leach

Е. Ф. Гурьянова (1932) указывает на распространение *I. pelagica* в водах Восточного Мурмана лишь до Териберки, мы же находили значительные поселения не только в губе Дальне-Зеленецкой, но и на о. Большой Харлов, лежащем в 50 милях к востоку от мыса Териберского. Далее к востоку, уже в районе губы Дроздовки, несмотря на специальные поиски, этот вид найден не был. Таким образом, восточной границей географического ареала *I. pelagica* следует считать район Семи Островов.

I. pelagica живет исключительно на литорали и почти всегда только в щетках *Mytilus edulis* L. на прибойных участках. На водорослях и на открытом грунте не встречается. Только единичные особи удается иногда находить в мелких щелях скал и валунов.

Систематические наблюдения проведены нами в устьевой части губы Дальне-Зеленецкой и охватывают период с февраля 1950 г. по март 1952 г. Кроме этого, небольшие сборы проведены и на о. Б. Харлов.

Размножение *I. pelagica* занимает значительную часть года и может происходить как зимой, так и летом:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	—	—	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—
Сегментированные зародыши	—	—	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—
Вполне сформировавшаяся молодь	+	+	—	—	+	—	+	+	—	+	+	+

Однако наибольшее число размножающихся самок встречается с мая по август, в другое время года их сравнительно мало (табл. 41).

В феврале—марте и сентябре размножающихся самок найдено не было; с ноября по январь встречалось небольшое количество самок только с вполне сформировавшейся молодью. Рождение молоди может иметь место в мае, июле—августе, октябре и феврале. Появление в популяции мелких молодых особей почти в точности совпадает с этими сроками. Молодь, родившаяся в феврале, к началу мая вырастает до размеров взрослых особей и смешивается с ними. К концу мая более старшее поколение (родившееся в октябре) погибает, а февральское, представленное только самцами, достигает размеров 14—16 мм. Самки майского поколения уже в июле приступают к размножению, в течение ближайших двух месяцев заканчивают его и погибают. В октябре приступают к размножению самки, родившиеся в августе. Самки, родившиеся в октябре, достигают половой зрелости и приступают к размножению только в конце апреля будущего года. Таким образом, половая зрелость самок в разное время года наступает в разном возрасте: родившиеся зимой размножаются в возрасте около 2 месяцев; родившиеся весной и летом — около 1 месяца, родившиеся осенью — не менее 6 месяцев, а затем погибают. Максимальные размеры самок не превышают 16 мм, большая часть их имеет длину тела 8—10 мм.

Самцы февральского поколения в начале мая в большинстве своем достигают размеров 8—12 мм, а в конце мая вырастают до 14—16 мм и не живут, видимо, дольше, чем до конца июля. Самцы майского поколения в июне располагаются основной массой в размерных группах от 8 до 12 мм, в конце августа — 12—14 мм, а гибель их, очевидно, происходит в конце октября. Самцы августовского поколения доживают до января, имея длину тела 14—16 мм. Наконец, самцы октябрьского поколения достигают наиболее крупных размеров (16—18 мм) и погибают в начале мая будущего года. Продолжительность жизни самцов, так же как и самок, меняется в зависимости от времени рождения: самцы февральского поколения имеют продолжительность жизни около 6 месяцев, майского — около 5 месяцев, августовского — около 5 месяцев, октябрьского — около 6—7 месяцев.

Особи, обитающие на о. Б. Харлов и на прилегающих к нему участках побережья материка, имеют размеры такие же, как в губе Дальне-Зеленецкой, и размножаются в те же сроки.

В течение всего периода размножения в 1950 г. длина тела размножающихся самок колебалась от 8.0 до 15.0 мм, составляя в среднем 9.7 мм. Каждая самка вынашивала от 6 до 83 зародышей, в среднем 36. Существенные различия обнаруживаются в размерах плодовитости весенних и осенних самок. Например, в мае—июне при средней длине тела 9.8 мм каждая самка вынашивает от 8 до 83 зародышей, в среднем 44, а в октябре при

Таблица 41

Размерный состав популяции в 1000 особей *Idothea pelagica*

		Длина тела (мм)								Всего
		2—4	4—6	6—8	8—10	10—12	12—14	14—16	16—18	
18 II 1950	♂♂	*49*	*24*	55	289	146	31	87	6	614
	♀♀	—	—	18	171	94	18	12	0	313
14 III	♂♂	*34*	*57*	45	113	204	57	80	23	522
	♀♀	—	—	23	227	103	34	0	0	387
4 V	♂♂	—	*9*	33	205	188	68	60	9	563
	♀♀	—	—	52	299/44	77/8	0	0	0	428/52
20 V	♂♂	*31*	*20*	31	163	123	71	143	—	531
	♀♀	—	—	71	316/108	31/10	0	0	—	418/118
12 VI	♂♂	—	—	13	217	206	86	66	—	608
	♀♀	—	—	14	275/242	86/86	0	17	—	392/345
1 VIII	♂♂	*9*	*189*	32	86	208	69	51	—	446
	♀♀	—	—	35/12	251/45	60/32	0	0	—	346/189
31 VIII	♂♂	*13*	*91*	89	78	91	207	78	—	543
	♀♀	—	—	93	182/26	78/26	0	0	—	353/52
27 IX	♂♂	—	*93*	285	326	0	26	20	—	657
	♀♀	—	—	11	10	29	0	0	—	50
11 X	♂♂	—	*51*	220	124	74	140	44	—	602
	♀♀	—	—	112	140/46	95/75	0	0	—	347/121
24 XI	♂♂	—	*125*	220	198	16	40	—	—	510
	♀♀	—	—	188	149/30	28	0	—	—	365/30
14 XII	♂♂	—	*206*	305	206	15	0	15	—	541
	♀♀	—	—	165	73/73	15/15	0	0	—	253/88
27 I 1951	♂♂	—	—	526	105	53	0	26	—	710
	♀♀	—	—	132	158/27	0	0	0	—	290/27
6 III	♂♂	—	—	190	142	71	0	—	—	403
	♀♀	—	—	238	311	24	24	—	—	597
28 III	♂♂	*46*	*16*	45	228	99	45	75	23	515
	♀♀	—	—	121	257	45	0	0	0	413

Примечание. В знаменателе — количество размножающихся самок; курсив — неполовозрелая молодь.

средней длине тела 10.0 мм — от 6 до 46, в среднем 21. Как видно, при практически одинаковых размерах тела плодовитость осенних самок оказывается в 2 раза меньшей по сравнению с весенними (рис. 83).

В 1951 г. размеры самок несколько снизились, а плодовитость увеличилась. В течение всего периода размножения этого года длина тела самок колебалась от 6.2 до 12.1 мм, составляя в среднем 9.2 мм, т. е. была на

0.5 мм меньше, чем в 1950 г. Каждая из этих самок вынашивала от 5 до 72 зародышей, в среднем 39, т. е. на 3 зародыша больше, чем в предшествующем году. Различия в размерах тела и плодовитости между самками 1950 и 1951 гг. статистически мало достоверны, но тем не менее на противоположные направления в изменчивости размеров тела и плодовитости нельзя не обратить внимания. Подобный же характер изменений наблюдался у самок, размножающихся весной и осенью 1951 г. В мае—июне длина тела самок была от 6.2 до 10.0 мм (в среднем 8.6 мм), а плодови-

Таблица 42

Сравнение (индивидуальной/относительной) плодовитости самок *Idothea pelagica*, обитающих на литорали Восточного Мурмана

Длина тела (мм)	Средний вес (мг)	За весь период размножения 1950 г.	V—VI 1950	X 1950	За весь период размножения 1951 г.	V—VI 1951	IX—X 1951
14.5—15.0	106	86/808	86/ 808	—	—	—	—
14.0—14.5	96	48/ 499	48/449	—	—	—	—
13.5—14.0	86	—	0	—	—	—	—
13.0—13.5	76	0	0	—	—	—	—
12.5—13.0	67	0	0	—	—	—	—
12.0—12.5	59	0	0	—	32/ 541	—	—
11.5—12.0	51	0	0	—	0	—	25/490
11.0—11.5	45	35/777	0	24/533	35/ 777	—	32/710
10.5—11.0	40	34/ 850	45/1125	25/625	27/ 675	—	28/700
10.0—10.5	35	46/1316	55/1573	24/686	32/ 915	—	31/887
9.5—10.0	31	37/1195	44/1421	15/484	48/1560	57/1841	19/614
9.0— 9.5	27	30/1110	39/1443	20/740	45/1665	44/1628	0
8.5— 9.0	23	28/1218	37/1610	12/522	46/2001	57/2480	17/740
8.0— 8.5	19	31/1631	32/1683	—	30/1578	38/1999	—
7.5— 8.0	15	—	—	—	35/2334	40/2668	—
7.0— 7.5	13	—	—	—	40/3388	40/3388	—
6.5— 7.0	11	—	—	—	34/3091	34/3091	—
6.0— 6.5	9	—	—	—	37/4107	37/4107	—

тость — от 21 до 68 (в среднем 47). В сентябре—октябре длина тела размножающихся самок составляла в среднем уже 10.5 мм при колебаниях от 8.9 до 12. 1 мм. Плодовитость же колебалась от 17 до 72, а в среднем каждая самка вынашивала только 31 зародыш, т. е. в полтора раза меньше, чем весной (см. Приложение).

Характер изменений плодовитости и размеров тела размножающихся самок в разные годы и в разное время одного года сохраняется постоянным: уменьшение размера тела сопровождается возрастанием плодовитости (табл. 42). Относительная плодовитость мелких самок может быть в 5—7 раз больше, чем у крупных. Весьма интересно, что закономерное возрастание относительной плодовитости по мере уменьшения размера тела самок наблюдается только в теплое время года, осенью это явление не наблюдалось.

На восточной границе ареала (о. Б.Харлов) в августе 1950 г. нами было добыто всего лишь 11 размножающихся самок, которые имели длину тела от 10.4 до 11.4 мм и вынашивали от 29 до 83 зародышей, в среднем 64. Укажем, что в это же время в губе Дальне-Зеленецкой, расположенной в 35 милях к западу от острова Б. Харлов, самки вынашивали при таких размерах тела от 17 до 58 зародышей, в среднем 36. Ограниченность собранного материала не позволяет установить, в какой мере закономерно это резкое возрастание плодовитости харловских самок.

Корреляция между длиной тела и плодовитостью слабая, нередко мало достоверна или практически отсутствует вовсе (рис. 83). Между длиной тела и живым весом имеется четко выраженная прямая корреляция (рис. 84).

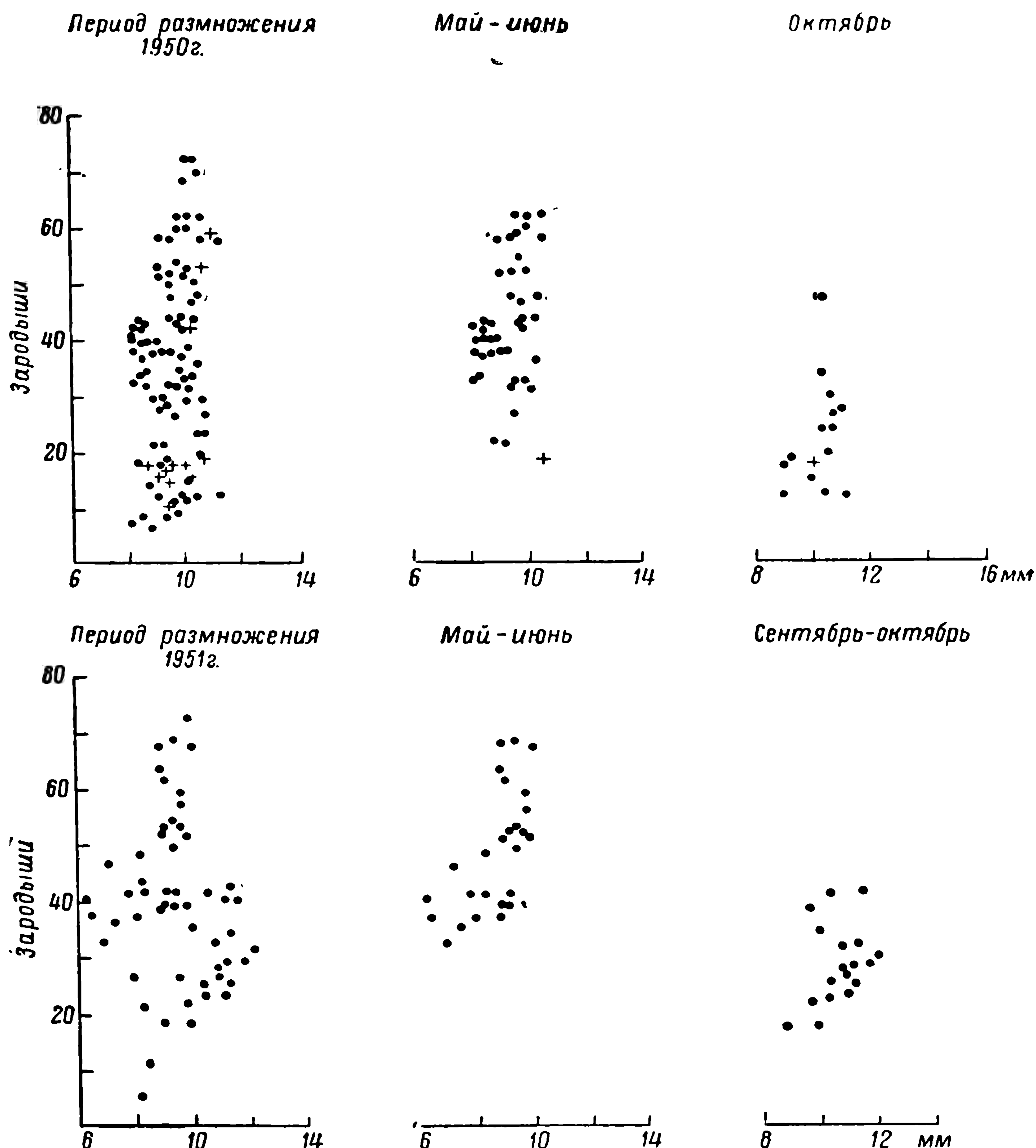


Рис. 83. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Idothea pelagica*, обитающих в разное время года и в разные годы на открытых участках литорали губы Дальне-Зеленецкой на Восточном Мурмане.

В течение периода размножения каждая 1000 особей природной популяции одновременно вынашивает от 639 до 15 001 зародыша; за весь период размножения от каждой 1000 особей рождается около 25 000 молодых.

Таким образом:

1. Вдоль побережья Восточного Мурмана *I. pelagica* распространена до Семи Островов и поселяется почти исключительно в щетках мидий на скалах и крупных камнях в более или менее прибойных участках литорали.

2. Массовое откладывание самками яиц происходит в апреле—июле и в октябре. Молодь рождается в мае, июле—августе, октябре и феврале, т. е. в самое различное время года.

3. Половая зрелость самок наступает в возрасте от 1 до 6 месяцев, а общая продолжительность их жизни не превышает 8 месяцев. Самые крупные самки имеют длину тела 16 мм.

Самцы живут не более 6—7 месяцев и достигают длины тела 18 мм.

4. Размножающиеся самки имеют длину тела от 6.2 до 15.0 мм и вына-

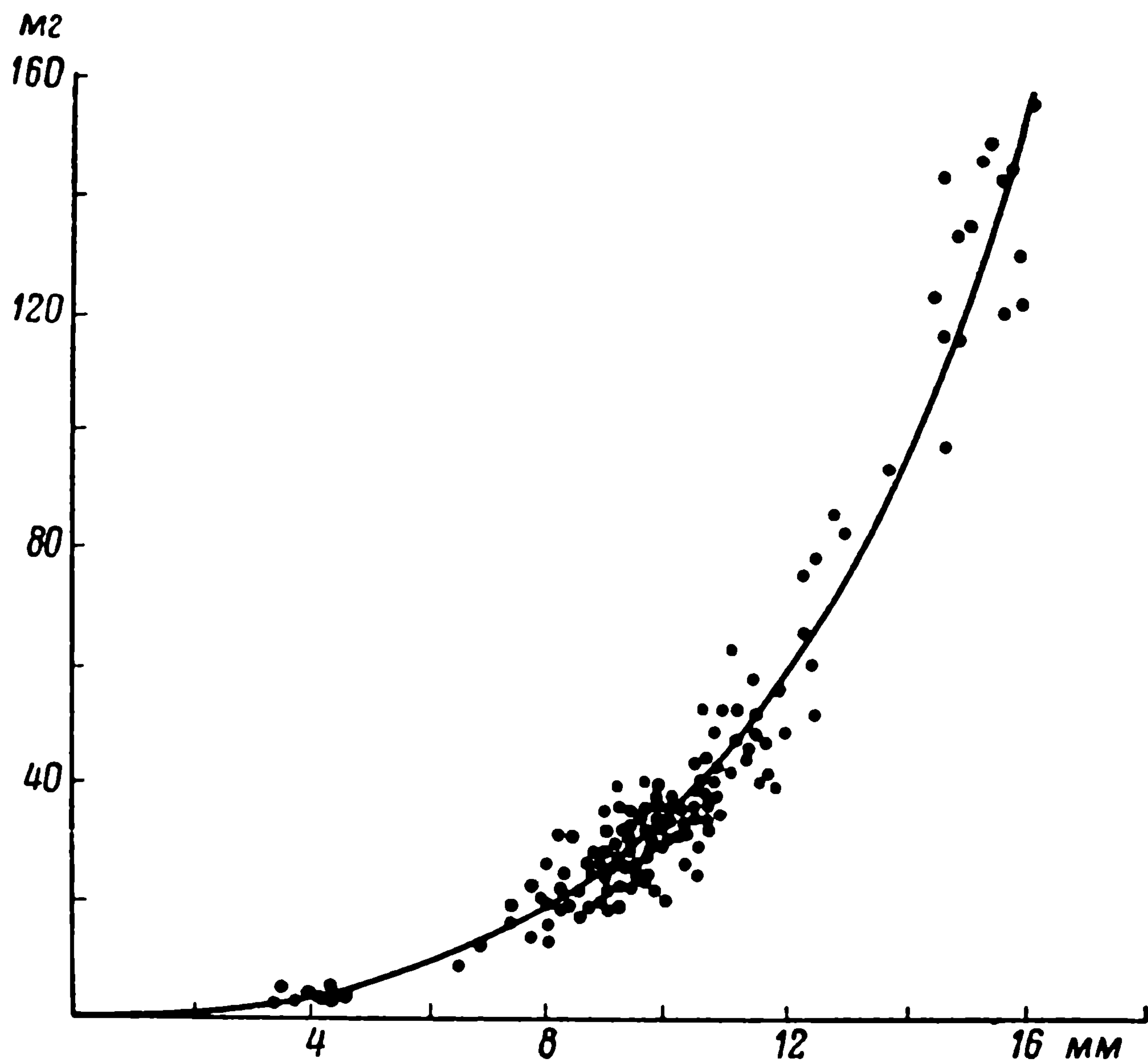


Рис. 84. Длина тела и живой вес *Idothea pelagica*.

шивают в среднем на различных участках в разное время года и в разные годы от 21 до 64 зародышей.

Популяция в 1000 особей рождает в течение года около 25 000 экз. молоди.

Jaera marina (Fabricius)

В отличие от трех предшествующих видов отряда равноногих раков *J. marina* одинаково распространена в Баренцевом и в Белом морях. Она поселяется на нижней стороне камней и на подстилающем грунте литоральной зоны. На прибойных участках чаще всего она обитает в щетках *Mytilus edulis* L. (Матвеева, 1948). В обоих морях этот вид живет только на литорали и в сублиторали не встречается. Имеются указания на то, что в Белом море *Jaera marina* опускается до глубины 15—20 м (Гурьянова, 1932), однако мы ее находили исключительно на литорали.

В Баренцевом море *J. marina* живет при температуре воды от 0 до 16° и при солености от 6 до 34‰, а в Белом море — при температуре воды от 1.5 до 24° и при солености от 4 до 30‰.

В период размножения численность *J. marina* может достигать нескольких тысяч особей на 1 м^2, но из-за мелких размеров значительных биомасс он не дает. Максимальная численность составляет 8160 особей с биомассой 26.1 г/м^2 нижней поверхности камня и подстилающего грунта (Кузнецов, Матвеева, 1948).

Поселяясь в хорошо укрытых местообитаниях, *J. marina* почти недоступен для других животных, в частности рыб, но после периода массового

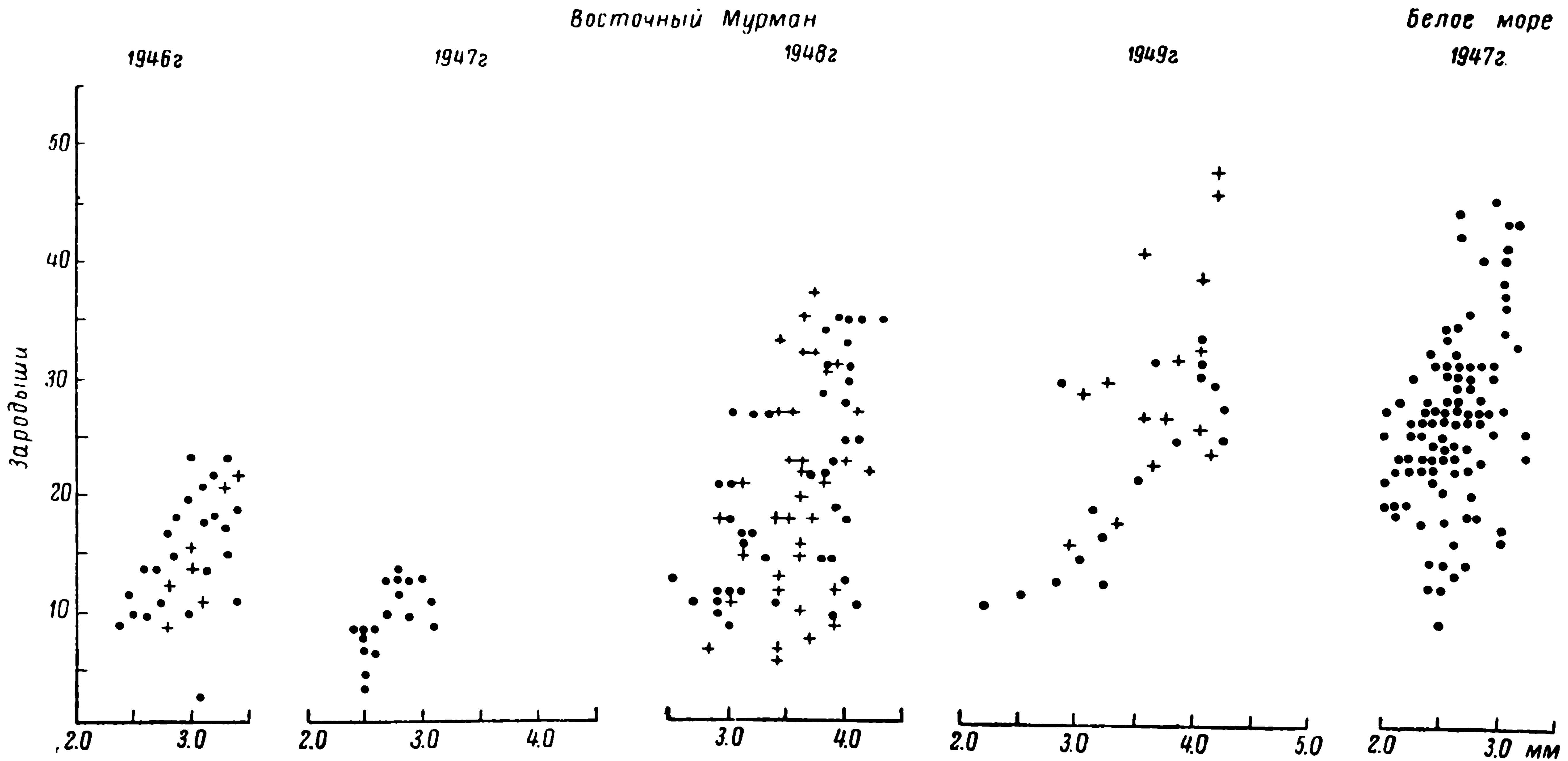


Рис. 85. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Jaera marina*, обитающих на литорали затишных участков Восточного Мурмана в разные годы и Карельского берега Белого моря.

Точки — яйца и зародыши; *крестики* — вполне сформировавшаяся молодь.

рождения молоди (в августе), когда множество особей покидает свои убежища в поисках новых участков для заселения, они становятся добычей молоди камбаловых и других рыб, обитающих над литоральной зоной.

Систематические наблюдения проведены только в губе Дальне-Зеленецкой под камнями, в условиях отсутствия прибоя.

За весь период наблюдений (1938—1940 и 1946—1951 гг.) длина тела самых крупных особей была 5.4 мм (в июне 1949 г.), в большинстве же размеры особей не превышали 4.2 мм. Продолжительность жизни составляет немногим более одного года, а половая зрелость наступает в возрасте 10—12 месяцев.

По сравнению с тремя предшествующими видами у *J. marina* срок размножения резко сокращен, самки начинают откладывать яйца в июне, а в августе размножение уже заканчивается:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
Сегментированные зародыши . .	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—
Вполне сформировавшаяся молодь	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—

Весь процесс размножения протекает в наиболее теплое время года. Развитие отложенных яиц продолжается около 30 суток; некоторые самки, видимо, могут размножаться вторично, откладывая следующую партию яиц в августе. Кроме этого, в июле, а иногда и в августе откладывают яйца еще и самки, не размножавшиеся в июне, поэтому период откладки яиц идет непрерывно с июня по август, имея 2 максимума — в июне и августе; в июле самки с только что отложенными яйцами встречаются в меньшем количестве. Например, в июне 1948 г. на каждую 1000 особей природной популяции приходилась 801 самка с недавно отложенными яйцами; самок с другими стадиями развития зародышей в это время еще не было. В июле число самок с только что отложенными яйцами в выводковых сумках сократилось до 120; кроме них, на каждую 1000 особей приходилось еще 580 самок с вполне сформировавшейся молодью. В августе число самок с вновь отложенными яйцами поднялось до 315, одновременно с ними популяция содержала в себе 17 самок с сегментированными зародышами в выводковых камерах и 67 — с вполне сформировавшейся молодью.

В разные годы наблюдаются существенные различия в размерах тела и плодовитости самок *J. marina* (табл. 43).

Таблица 43

Сравнение индивидуальной плодовитости *Jaera marina* в разные годы и при разной длине тела

Длина тела (мм)	Восточный Мурман				Белое море, 1947 г.
	1946 г.	1947 г.	1948 г.	1949 г.	
5.0	—	—	—	48	—
4.5	—	32	—	32	—
4.0	—	28	28	29	—
3.5	—	24	23	28	—
3.0	16	16	18	24	33
2.5	13	12	13	22	28
2.0	9	8	12	10	23
1.5	—	—	—	—	22

В 1946 г. на Восточном Мурмане (рис. 85) длина тела размножающихся самок была от 2.4 до 3.4 мм, составляя в среднем 2.9 мм. Каждая самка вынашивала в это время от 2 до 25 зародышей, в среднем 14. В 1947 г. средняя длина тела размножающихся самок увеличилась до 3.1 мм, а плодовитость — до 17. В 1948 г. продолжалось увеличение размеров тела и плодовитости самок: средняя длина тела самок стала 3.5 мм, а плодовитость — 20. В 1949 г. средняя длина тела достигла уже 3.6 мм, наибольшей стала и плодовитость: каждая самка в среднем вынашивала уже 26 зародышей. В 1950 и 1951 гг. соответствующих сборов произвести не удалось, так как в местах обычных поселений этого вида были обнаружены лишь единичные, очень мелкие особи. Таким образом, непрерывное в течение четырех лет возрастание размеров тела размножающихся самок (что в данном случае равнозначно ускорению их роста) и плодовитости закончилось резким снижением численности и сохранением лишь мелких особей.

Корреляция между длиной тела и плодовитостью у этого вида обычно ясно выражена и вполне достоверна, лишь во время депрессивного состояния популяции (1946 г.) коэффициент корреляции заметно снижается и становится статистически недостоверным (см. Приложение).

Для особей беломорской популяции характерно заметное снижение размеров тела размножающихся самок.

На закрытом участке литорали Карельского берега летом 1947 г. длина тела размножающихся самок колебалась от 2.0 до 3.2 мм (средняя длина тела была 2.5 мм), а плодовитость — от 9 до 49, в среднем каждая самка вынашивала 26 зародышей. Мы уже знаем, что в это же время на Восточном Мурмане самки имели среднюю длину тела 3.1 мм и вынашивали в среднем по 17 зародышей каждая. Следовательно, снижению размеров тела беломорских самок сопутствовало значительное возрастание плодовитости. Эти различия между беломорскими и баренцевоморскими особями статистически вполне достоверны.

Принимая во внимание то несомненное обстоятельство, что возраст наступления половой зрелости и продолжительность жизни беломорских и баренцевоморских особей одинаковы, следует считать причиной этого снижения размеров беломорских самок замедление их роста. К сказанному добавим, что при одной и той же длине тела плодовитость беломорских самок во всех размерных группах значительно выше по сравнению с баренцевоморскими (стр. 207).

Корреляция между длиной тела и плодовитостью у беломорских самок, по-видимому, несколько понижена по сравнению с тем, что наблюдается на Восточном Мурмане, но вполне достоверна.

В течение года летняя популяция в 1000 особей на Восточном Мурмане рождает около 20 000 экз. молоди, а в Белом море несколько больше — до 22 000.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. *J. marina* в одинаковой мере населяет литораль как Баренцева, так и Белого морей. В затишных участках побережья она поселяется под камнями, а на прибойных — в щитках мидий. В Баренцевом море этот вид живет при сезонных колебаниях температуры от 0 до 16° и при солености от 6 до 34‰. В Белом море от —1.5 до +24° и солености от 4 до 30‰.

2. В Баренцевом море самки откладывают яйца в июне—августе, а молодь рождается у них в течение июля—августа, т. е. весь период размножения продолжается всего 3 месяца. В Белом море период размножения еще более сокращается и продолжается не более $1^1/_2$ месяцев.

3. Продолжительность жизни составляет около 1 года или немного более; наступление половой зрелости в возрасте 10—12 месяцев. К концу

жизни особи достигают длины тела до 5.4 мм в Баренцевом море и 3.2 мм — в Белом море.

4. В Баренцевом море средняя длина тела размножающихся самок колебалась от 2.9 до 3.6 мм, а средняя плодовитость — от 14 до 26 зародышей. В Белом море средняя длина тела размножающихся самок составила 2.5 мм, а каждая самка в среднем вынашивала 26 зародышей.

Популяция в 1000 особей на Мурмане рождает в год около 20 000 экз. молоди, а в Белом море — около 22 000.

Limnoria lignorum (Rathke)

L. lignorum может наносить существенный вред деревянным судам и гидротехническим сооружениям. Поэтому изучению ее биологии посвящено значительное количество работ (Andre et Lamy, 1933; Jonson, 1935; Calman, 1936, и др.), сводка которых имеется в монографии Тарасова (1943). Наиболее полно биология и жизненный цикл *L. lignorum* изучены на Тихоокеанском побережье Северной Америки в районе Пэджет-Саунд.

L. lignorum живет в древесине, проделывая в ней специальные ходы. Ходы идут обычно параллельно поверхности и вдоль волокон; зимние слои древесины, как правило, остаются неповрежденными. Отверстие, достаточное для укрытия тела лимнории, высверливается за 4—6 суток, все опилки проходят через кишечник животного, задерживаясь в нем не более 80 мин.

Молодь по выходе из выводковых камер не покидает хода матери, а делает от него свои ответвления.

Наиболее интенсивное заражение свежей древесины происходит в течение первой половины года и особенно с марта до мая, причем на свежую древесину переходят только взрослые особи. Лимнории поселяются попарно — самец и самка, причем главную работу по прокладке хода ведет самка.

Размножение происходит в течение круглого года, но в некоторых местах (например, в районе Владивостока) только в теплый период. Каждая самка вынашивает от 6 до 18 зародышей, период инкубации которых продолжается 2—3 недели. В течение года рождается не менее 3—4 поколений.

Под 1 см^2 поверхности древесины может поселиться 50—150 и даже более особей.

L. lignorum не выдерживает солености ниже 15$^0/_{00}$, а пресная вода убивает их за 34—36 час., не переносит он также мутной, застоявшейся воды, бедной кислородом.

В районе наших исследований этот вид обнаружен только вдоль побережья Восточного Мурмана, а в Белом море не найден, хотя имеется указание К. М. Дерюгина (1928) на находку его в Кандалакшском заливе.

Систематические наблюдения проведены нами на затишном участке Восточного Мурмана с сезонными колебаниями температуры от —1 до +13° и с соленостью не ниже 31$^0/_{00}$. Здесь поселения *L. lignorum* расположены на деревянных (сосновых) предметах от нижнего отдела литорали до глубины 1.5 м.

Откладывание яиц начинается обычно в июле при температуре воды 10—13°, но в некоторые годы может начаться в апреле при температуре воды 1—3°. Через месяц после откладки развитие яиц заканчивается и в выводковых сумках самок можно встретить вполне сформировавшуюся молодь:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Яйца и начальные стадии развития	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—
Сегментированные зародыши	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—
Вполне сформировавшаяся молодь	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—

Молодь, родившаяся в августе, в течение ближайшего месяца достигает половой зрелости и в свою очередь приступает к размножению, заканчивая его в ноябре при температуре воды около 3—4°. Самки, закончившие размножение в августе, тотчас же откладывают новую партию яиц, развитие которых завершается в октябре—ноябре. Следует, однако, заметить, что гибель основной массы материнской популяции происходит после первого размножения и осеннее поколение в основном создается за счет размножения августовского поколения текущего года.

Наибольшее количество размножающихся самок встречается в августе и сентябре. В июле на каждую 1000 особей размножается 386 самок, в августе — 600, в сентябре — 700, в октябре — 315 и в ноябре — 346 (рис. 86). Как уже сказано, в сентябре основная масса популяции составлена молодью, родившейся в августе. Приведенные цифры показывают, что размножение августовского поколения протекает очень интенсивно и в нем принимают участие практически все самки.

В начале периода массового размножения — в июле — длина тела размножающихся самок колеблется от 3.6 до 6.0 мм, составляя в среднем 4.4 мм. Каждая самка вынашивает в это время от 8 до 37 зародышей, в среднем 20 (рис. 87 и Приложение). В августе, когда приступают к размножению особи, отстававшие в росте, средняя длина тела размножающихся самок снижается до 3.6 мм, а плодовитость остается на прежнем уровне. В сентябре—октябре приступает к размножению поколение, родившееся в начале текущего лета. Весьма благоприятные условия июля и августа обеспечивают интенсивный рост особей этого поколения, благодаря чему размножающиеся самки в сентябре—октябре имеют уже более крупный размер (средняя длина тела 4.1 мм) и наиболее высокую плодовитость: среднее количество вынашиваемых зародышей поднимается до 25. Самки, размножающиеся в ноябре—декабре, под влиянием менее благоприятных условий жизни осенью, имеют наименьшие размеры тела (средняя длина тела 3.4 мм), а плодовитость становится такой же, как в июле—августе.

При одинаковых размерах тела на Восточном Мурмане большее количество зародышей обычно вынашивали самки осенью и в начале зимы 1951 г.:

Длина тела (мм)	VIII 1946	VII 1951	VIII 1951	IX—X 1951	XI—XII 1951 и 1952
5.5—6.0	—	16	—	—	—
5.0—5.5	24	28	—	—	—
4.5—5.0	26	24	31	25	35
4.0—4.5	23	16	24	28	0
3.5—4.0	20	15	19	23	22
3.0—3.5	—	—	21	—	20
2.5—3.0	—	—	—	—	14

Корреляция между длиной тела и плодовитостью чаще всего незначительная и статистически недостоверная.

Наш небольшой материал свидетельствует о том, что у *L. lignorum* в течение года образуется 2 поколения молоди: летнее и осеннее. Летнее поколение достигает половой зрелости в возрасте около одного месяца и дает основную массу осеннего поколения молоди. После размножения некоторая часть летнего поколения зимует вместе с рожденной им молодью и в течение зимы или в начале лета будущего года размножается вторично, после чего погибает, имея продолжительность жизни около одного года. Осеннее поколение достигает половой зрелости к июлю будущего года, т. е. в возрасте около 8—9 месяцев, размножается и погибает, имея продолжительность жизни не более 10—11 месяцев.

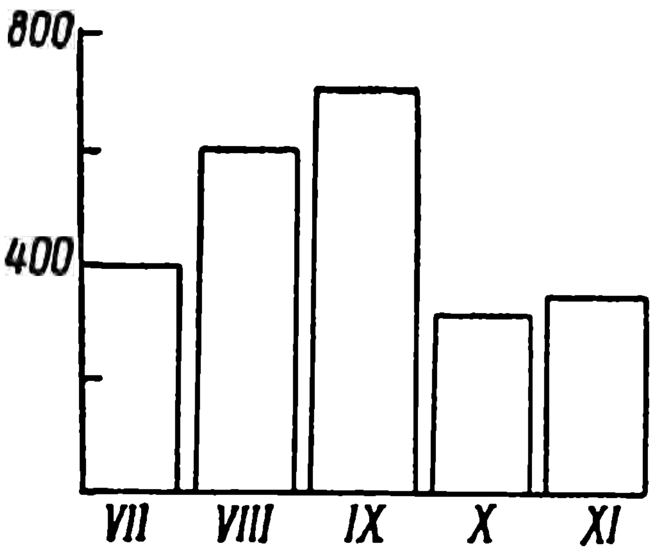
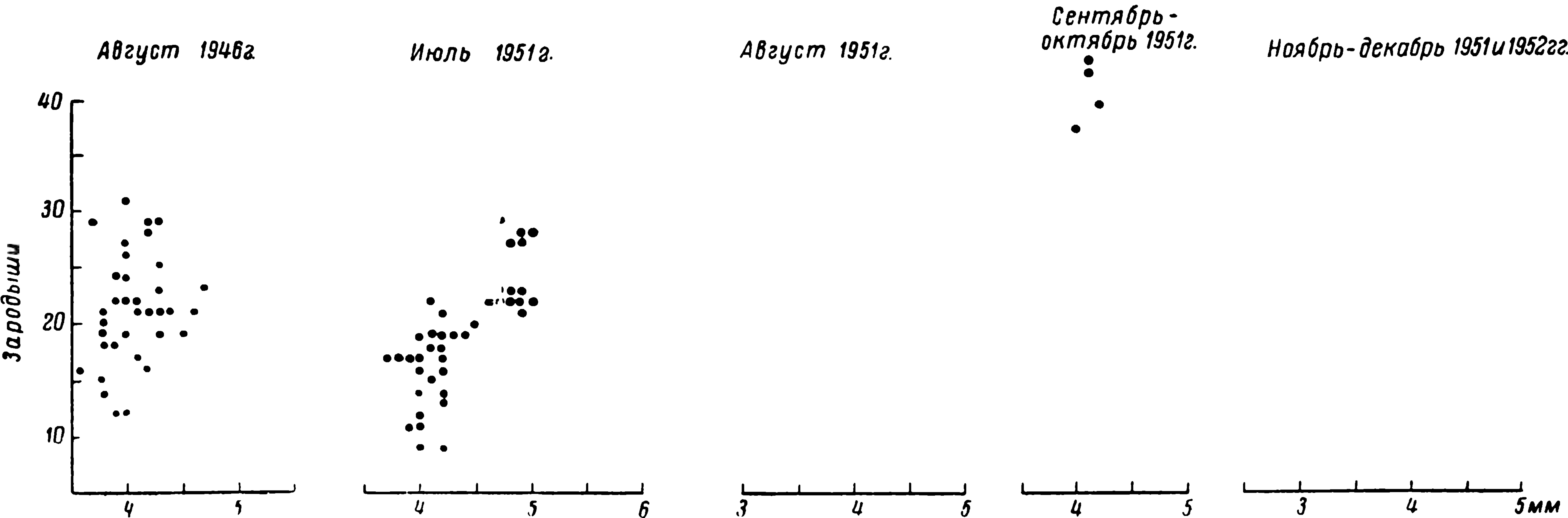


Рис. 86. Количество размножающихся самок на каждую 1000 особей природной популяции *Limnoria lignorum* в разное время года на Восточном Мурмане в губе Дальне-Зеленецкой.

Рис. 87. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Limnoria lignorum*, обитавших в разное время года и в разные годы в затишных участках губ Восточного Мурмана.



В соответствии с циклом размножения идут и сезонные изменения размерного состава популяции (прибрежные воды Восточного Мурмана, 1951—1952 гг.):

Длина тела (мм)	IV	VI	VII	VIII	IX	X	XI	III	IV
5—6	160	0	55	0	0	0	0	0	29
4—5	480	260	421	180	450	143	154	24	371
3—4	320	520	434	540	350	457	461	348	524
2—3	40	220	90	280	200	400	385	628	76

До июля в популяции сохраняются особи с длиной тела до 6 мм; в августе более крупные особи из популяции исчезают, одновременно с этим возрастает количество молоди. Молодь, родившаяся в августе, к сентябрю достигает размеров 4—5 мм, а уже в октябре ведущее значение в составе популяции приобретает молодь осеннего поколения, что и сохраняется до следующего лета.

Длина тела наиболее крупных особей за весь период наблюдений не превышала 6.0 мм.

Серьезных повреждений древесине в наших условиях лимнория не наносит: глубина поражения древесины обычно не превышает 1—1.5 см, лишь тонкие доски могут иметь сквозные ходы. Под 1см^2 поверхности древесины можно обнаружить от 2 до 11 особей.

Специальные наблюдения были проведены за временем заражения древесины лимнорией. Свежие доски, помещенные среди пораженных в августе, оставались чистыми до 11 апреля следующего года, когда на них впервые появились единичные лимнории, начавшие делать ходы. До конца этого месяца число вновь поселившихся особей увеличивалось, а затем это переселение прекратилось.

Таким образом, биологические свойства *L. lignorum* на Восточном Мурмане характеризуется следующим.

1. *L. lignorum* поселяется в древесине от нижнего отдела литорали до глубины 1.5 м, избегая опресняемых и загрязненных участков побережья. Под 1 см^2 древесины удается обнаружить от 2 до 11 особей. Глубина поражения древесины обычно не превышает 1—1.5 см. Заражение древесины может происходить в апреле.

2. Откладывание самками яиц обычно начинается в июле при температуре воды 1—3°. Массовое рождение молоди происходит в августе и в октябре—ноябре. В течение года образуется 2 поколения молоди. Молодь, родившаяся в августе, достигает половой зрелости и размножается в возрасте около одного месяца, рождая в октябре—ноябре новое поколение молоди. Это осеннее поколение достигает половой зрелости обычно только летом будущего года, т. е. в возрасте около 8 месяцев (в некоторые годы, возможно, и в возрасте около 5 месяцев) и дает начало летнему поколению.

3. Продолжительность жизни летнего поколения составляет около одного года, а осеннего — обычно не более 10—11 месяцев, но некоторая часть особей этого поколения живет, видимо, несколько более одного года и размножается дважды в жизни.

4. Длина тела размножающихся самок колеблется от 3.3 до 6.0 мм, а средняя плодовитость — от 20 до 25.

УСОНОГИЕ РАКИ

В Баренцевом и Белом морях наиболее обычными представителями свободноживущих усоногих раков являются *Verruca strömia* (O. F. Müller), *Balanus balanoides* L., *B. balanus* (L.), *B. crenatus* Bruguire, *B. hameri* (Ascanius). Что же касается *Lepas anatifera* L. и нескольких видов рода *Scalpellum*, то они в очень незначительном количестве встречаются лишь в самых западных частях Баренцева моря или на границе с Полярным бассейном. Только *Scalpellum strömii* M. Sars был найден у побережья Восточного Мурмана в районе Териберки, а в 1860 г. 2 экземпляра добыто в Белом море в районе Соловецких островов (Зоологический институт АН СССР, № 4452). Если в Баренцевом море в последующие годы этот вид обнаружен Дерюгиным (1924) при работах на Кольском меридиане, то в Белом море он никем со времени Данилевского не добывался. Очевидно, уже в то время он находился здесь в стадии вымирания. Сказанное и заставляет нас ограничить описание лишь перечисленными первыми пятью видами. Очерк служит результатом собственных сборов и наблюдений автора, произведенных в течение 1946—1950 гг. Кроме этих материалов, частично обработаны коллекции в Зоологическом институте АН СССР.

Прежде чем перейти к краткому изложению основных особенностей биологии усоногих раков в Баренцевом и Белом морях, необходимо сказать несколько слов о применявшихся методах исследования. Возраст и продолжительность жизни у *V. strömia* определялись непосредственным наблюдением за ростом и размерами особей в естественных местообитаниях, у *B. balanoides* и *B. balanus* возраст почти всегда легко определяется по годовым кольцам на наружной поверхности домика, у *B. crenatus* и *B. hameri* годовые кольца на наружных поверхностях домика заметны с трудом и далеко не всегда, поэтому определение возраста у них производилось по годовым кольцам на внутреннем, перламутровом слое боковых стенок домика. Получаемые таким путем результаты в отношении *B. balanoides* и *B. balanus* контролировались наблюдением за ростом особей в природных условиях.

У *V. strömia* в качестве размера тела условно был принят диаметр основания домика, форма которого обычно линзообразная, поэтому результаты наших измерений дают приблизительно верное представление о характере различий в размерах особей в различных местообитаниях. У представителей рода *Balanus* в качестве размера тела был принят внешний объем домика, который почти во всех случаях вычислялся как объем усеченного конуса, лишь в некоторых случаях он определялся как объем цилиндра (у *B. hameri*).

Плодовитость почти всегда определялась прямым просчетом всех вынашиваемых зародышей или личинок, лишь у *B. balanus* и частично у *B. crenatus* она определялась взятием навески на торзионных весах. Взвешивание живых науплиусов, взятых из мантийной полости различных видов усоногих раков, дало возможность с достаточной точностью (на основании

взвешивания миллионов личинок) определить вес одного науплиуса. Один науплиус весит у *V strömia* 4.2×10^{-3} мг, у *B. balanoides* — 7.1×10^{-3} мг, у *B. crenatus* — 5.2×10^{-3} мг и у *B. balanus* — 9.4×10^{-3} мг. Эти результаты используются нами затем для понимания роли усоногих раков в формировании зоопланктона.

Verruca strömia (O. F. Müller)

В Баренцевом море распространен вдоль побережья Восточного Мурмана к западу от 44-го меридиана, а на север он не идет, по-видимому, далее 71-й параллели. В пределах такой весьма ограниченной области этот вид может быть встречен от нижней границы литорали до глубины 200 м. На литорали и в верхнем отделе сублиторали (в зоне прибоя) он поселяется обычно на нижней и боковых сторонах камней; в более низких горизонтах животные прикрепляются уже только к верхней стороне камней или к раковинам моллюсков (преимущественно *Modiola modiolus* L., *Pecten islandicus* Müll.). В некоторых случаях сравнительно небольшое количество особей может быть встречено на домиках крупных сублиторальных балянусов (*B. balanus*, *B. crenatus*, *B. hameri*).

В кутовых участках губ *V. strömia* обычно отсутствует и наиболее плотные поселения образует у границы отлива вдоль открытых и полуоткрытых берегов Восточного Мурмана (до 390 особей на 100 см^2 субстрата). Подобный же характер вертикального распределения сохраняется и в Горле Белого моря, с той лишь разницей, что у границы отлива сплошных поселений, подобных мурманским, здесь, видимо, не бывает. Южнее Горла, в Бассейне и заливах Белого моря у границы отлива и тем более на литорали этот вид практически не живет. Более или менее постоянные и плотные поселения (до 250—280 особей на 100 см^2 субстрата) он образует в сублиторали на глубине 17—30 м в местах с быстрыми течениями, используя в качестве субстрата мелкие камни и раковины моллюсков, плеченогих и домики балянусов.

V. strömia распространен не только вдоль всего северного побережья Западной Европы, но известен из Средиземного и Красного морей (Nillson-Cantell, 1921). Имеются указания на нахождения этого вида у берегов Шпицбергена и Гренландии (Hoek, 1927). В Северном море и у берегов Англии он обитает от границы отлива до глубины 200 м (Moor, 1934—1936; Poulsen, 1935—1936).

Местообитания верруки крайне ограничены по своим размерам, поэтому общая биомасса взрослых особей по сравнению со многими другими видами ничтожна. Существенное значение в общем балансе органического вещества она имеет лишь в период размножения, когда с 1 м^2 поселений в планктон поступает до 40 млн науплиусов, имеющих живой вес около 168 г. В 1 м^3 прибрежной воды в это время года бывает до 4000 личинок весом 168 мг. У южного побережья Англии науплиусы этого вида в мартовском планктоне по количеству уступают лишь науплиусам *B. balanoides*. Например, 10—12 марта за один улов планктонной сети в среднем добывалось науплиусов *B. balanoides* 26 530, *B. crenatus* — 5475 и *V strömia* — 11 105 (Pyefinch, 1949).

Продолжительность жизни особей в Баренцевом и Белом морях 3—4 года. Половая зрелость наступает в начале 2-го года жизни.

Откладывание яиц в мантийную полость в Баренцевом море начинается в самый разгар зимы — в январе, когда температура воды у границы отлива опускается до —1.5° В первой половине января 4% взрослых особей имеют в полости мантии развивающихся зародышей (рис. 88). В марте уже половина взрослых особей вынашивает зародышей, а в мае, когда температура воды едва достигает 2—3°, откладывание яиц заканчивается. Вы-

ход науплиусов в планктон начинается в июне при температуре воды 4—5° и в пределах всей прибрежной зоны заканчивается в августе при температуре воды до 10—12°.

В течение всей зимы, до мая включительно, развитие зародышей далее стадии развития сегментов не идет; вполне сформировавшиеся науплиусы в полости мантии размножающихся особей появляются только в июне (рис. 89). Период инкубации яиц, отложенных в январе, продолжается около 5 месяцев, а отложенных в июне — не более 3 месяцев.

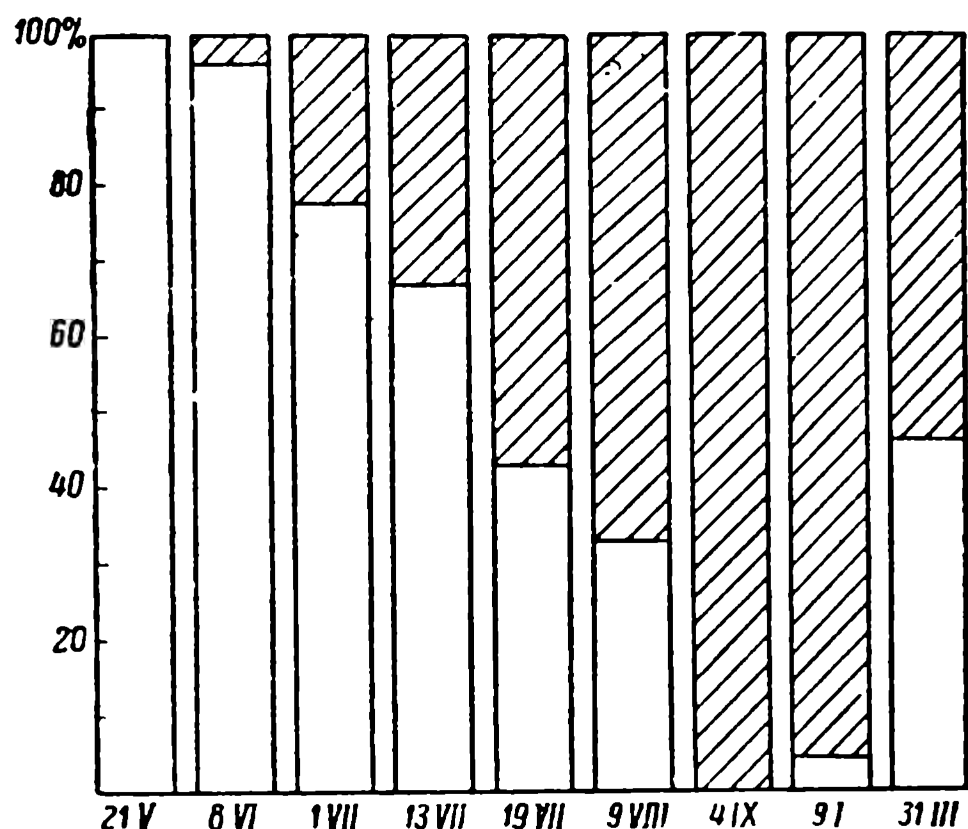


Рис. 88. Соотношение взрослых особей *Verruca strömia*, имеющих и не имеющих зародышей в полости тела. Восточный Мурман, губа Дальне-Зеленецкая. По наблюдениям в течение 1946—1949 гг.

Светлые столбики — имеющие зародышей; *заштрихованные столбики* — выметавшие или еще не отложившие яйца в выводковую камеру.

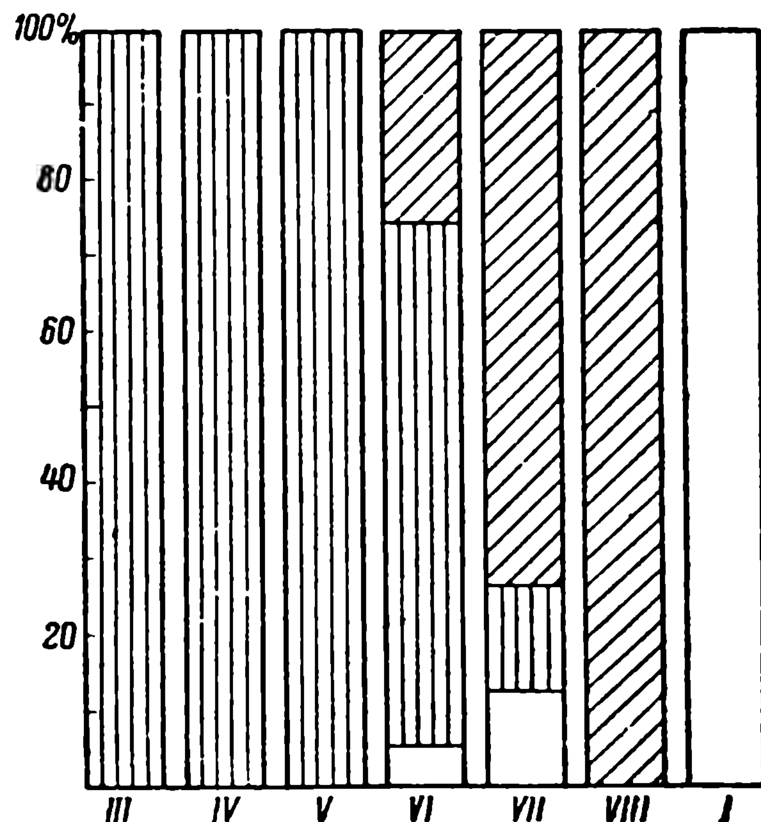


Рис. 89. Соотношение особей *Verruca strömia* с различными стадиями развития зародышей в выводковых сумках в разное время года. Восточный Мурман, губа Дальне-Зеленецкая.

Светлые столбики — стадии дробления; *прямая штриховка* — сегментированные зародыши; *косая штриховка* вполне сформировавшиеся личинки.

Появление науплиусов в планктоне замечено в первой половине июня, уже во второй половине этого месяца количество их достигало максимума, а 10 августа они исчезли. Ципрсовидные личинки впервые замечены в планктоне в конце июля, наибольшее количество их наблюдалось в конце августа, в первой половине сентября исчезли и они. Массовое прикрепление личинок к субстрату и появление молоди на Восточном Мурмане и в Онежском заливе Белого моря наблюдаются в течение сентября, в разные годы этот срок почти не меняется.

У берегов Англии науплиусы появляются в планктоне в феврале и держатся в нем в течение всего лета (Bassindale, 1936), имея максимум в марте (Pyefinch, 1948b). Циприсовидные личинки добывались здесь уже в конце марта (Pyefinch, 1949). В своем развитии науплиусы проходят 6 стадий, и за 3—3$^1/_2$ недели планктонной жизни их длина увеличивается с 0.27—0.40 до 0.69—0.73 мм (Bassinadale, 1936; Pyefinch, 1948a, 1948b). От количества науплиусов первой стадии до стадии циприсовидной личинки доживает около 1% (Pyefinch, 1949).

У берегов Норвегии (в районе Бергена) размножение, видимо, несколько запаздывает, так как большое количество личинок в планктоне наблюдается только (?) в июне (Runnström, 1927). Сказанное свидетельствует о том, что по мере продвижения верруки на северо-восток под воздействием пониженной температуры воды наблюдается все большее и большее замедление не только деятельности гонады, но эмбрионального раз-

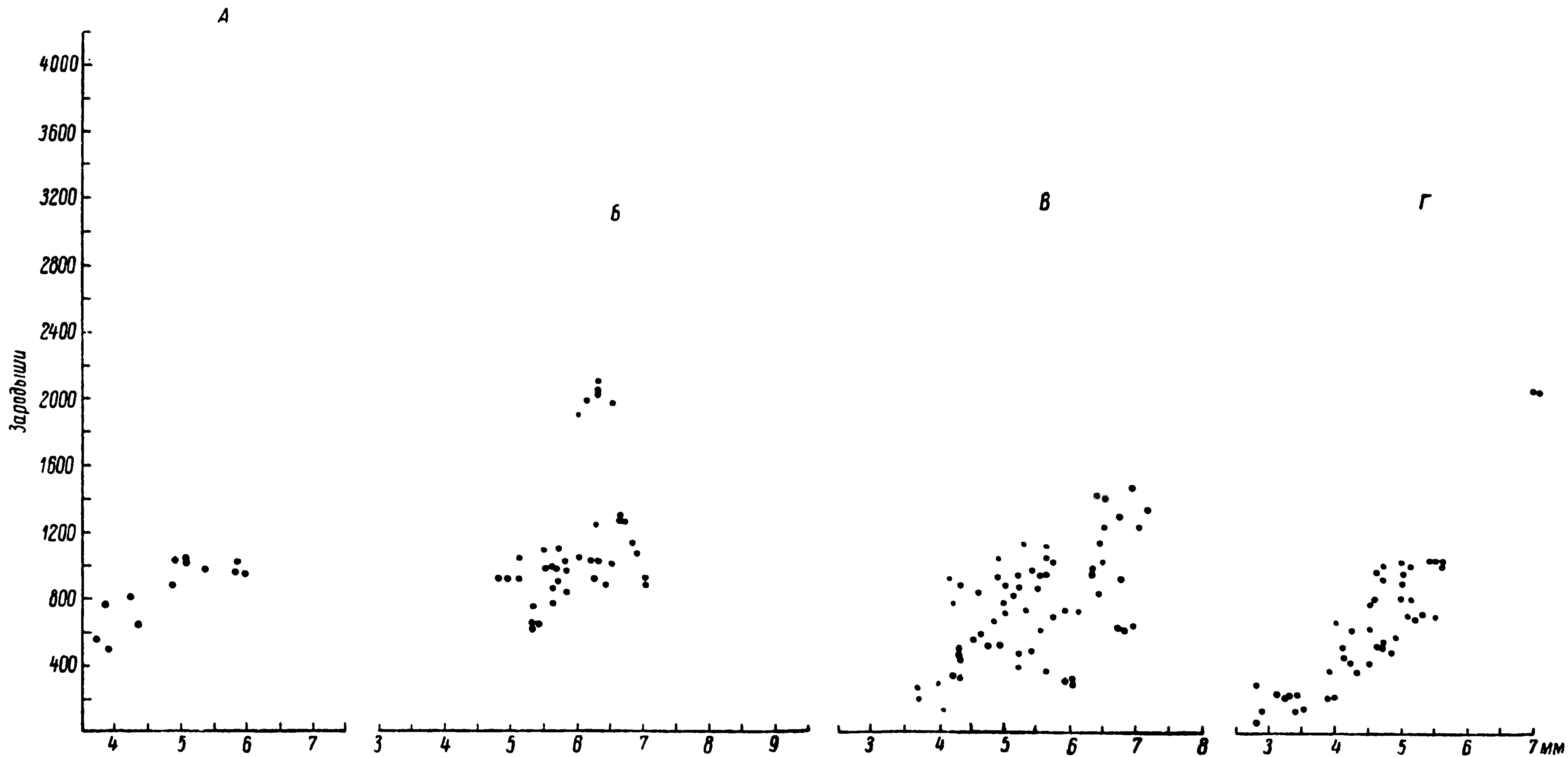


Рис. 90. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Verruca strömia*, населяющих различные местообитания Баренцева и Белого морей.

А — к северу от мыса Черный, глубина 85 м. *Б* — Восточный Мурман, у границы отлива вдоль открытых берегов. *В* — Восточный Мурман, у границы отлива вдоль полуоткрытых берегов. *Г* — Онежский залив Белого моря, глубина 17—30 м. (*На оси ординат* — диаметр домика).

вития. Замедляется и процесс превращения науплиусов в циприсовидные личинки, что хорошо видно из следующих данных: в планктоне прибрежных вод Восточного Мурмана первые науплиусы в 1950 г. появились 10 июня, а первые циприсовидные личинки — 27 июля; максимальное количество науплиусов в планктоне наблюдалось 19 июня, а максимальное количество циприсовидных личинок — 27 августа. Как видно, превращение науплиуса первой стадии в циприсовидную личинку вместо 21—24 дней у берегов Англии продолжается здесь 47—69 дней.

Количество вынашиваемых личинок и размеры размножающихся особей в различных местообитаниях существенно изменяются (табл. 44).

Средний диаметр домика размножающихся особей колеблется на различных участках Баренцева и Белого морей от 4.7 до 6.3 мм, а плодовитость — от 766 до 1409. Корреляция между размером тела и плодовитостью ясно выражена и статистически вполне достоверна; в Баренцевом море наблюдается некоторое снижение коэффициента корреляции по мере ухудшения условий существования (рис. 90). В Баренцевом море наиболее крупные особи живут у границы отлива вдоль открытых берегов, а наиболее плодовитые — на глубине 85 м в открытом море. Особи беломорской сублиторальной популяции отличаются самыми мелкими размерами и низ-

Таблица 44

Размерный состав размножающихся особей и плодовитость *Verruca strömia* в различных местообитаниях

Средний диаметр домика (мм)	К северу от мыса Святой Нос, глубина 85 м, на раковинах моллюсков	Восточный Мурман		Белое море, к западу от о. Соловецкий, глубина 30 м, на камнях
		у границы отлива на камнях, вдоль открытых берегов	в губах	
8.5	—	1980	—	—
7.5	4239	1915	1340	—
6.5	2200	1412	1142	1425
5.5	1150	1041	820	888
4.5	950	737	708	708
3.5	567	700	500	300
Среднее	1409	1351	874	766

кой плодовитостью. Уменьшение средних показателей плодовитости в данном случае свидетельствует об общем угнетении жизнедеятельности, так как при одинаковых размерах тела наблюдается снижение плодовитости, по существу, в том же направлении (табл. 45). При одних и тех же размерах тела плодовитость беломорских сублиторальных особей ближе всего к особям наиболее угнетенной литоральной популяции.

Уменьшение размеров беломорских особей обусловлено замедлением их роста. В июле (т. е. до появления молоди текущего года) в северной части Онежского залива 11.7% особей имеют диаметр домика не более 2 мм (по-видимому, это наиболее мелкие особи поколения прошлого года), тогда как в наиболее угнетенной баренцевоморской популяции таких особей даже на месяц ранее было не более 8.4% (табл. 45). В Баренцевом море самые крупные особи имели диаметр домика 9.6 мм, а в Белом море — 7.0 мм. Интересно, что в начале текущего столетия и особенно в конце прошлого поселения верруки в северной части Онежского залива были, по-видимому, более плотными и состояли из более крупных особей. В суб-

литорали района Соловецких островов на мелких камнях и на раковинах моллюсков в пересчете на 100 см² плотность поселений достигала 800—900 экз. (Зоологический институт АН СССР, №№ 16706, 17264). Столь высокая плотность поселений вызывала изменение и формы домика, который из обычного линзообразного становился цилиндрическим, с основанием, почти равным высоте. В таких поселениях диаметр основания домика обычно не превышал 4.8 мм; молодые особи часто прикреплялись к стенкам

Таблица 45

Биологический анализ июньской популяции в 1000 особей *Verruca strömia* в различных местообитаниях Восточного Мурмана и в Белом море

Диаметр домика (мм)	Восточный Мурман						Белое море, северная часть Онежского залива, глубина 30 м
	у границы отлива, каменистые россыпи					к северу от мыса Святой Нос, глубина 85 м	
	валунно-каменистые россыпи вдоль открытых берегов	на участках, где весной во время отлива резкое опреснение	вдоль полузакрытых берегов	вдоль закрытых берегов	на участках, подвергающихся заилению		
9—10	20 (5)	10 (10)	—	—	—	—	—
8—9	40 (15)	45 (45)	—	—	—	—	—
7—8	135 (35)	160 (160)	12 (12)	5	20 (20)	11 (11)	—
6—7	160 (35)	280 (280)	234 (170)	34 (15)	213 (105)	84 (84)	47 (47)
5—6	205 (15)	240 (235)	444 (228)	158 (55)	313 (110)	190 (180)	179 (101)
4—5	220 (15)	145 (140)	251 (41)	310 (90)	268 (60)	137 (137)	164 (117)
3—4	115 (5)	75 (65)	59 (6)	264 (45)	119 (25)	263 (242)	259 (117)
2—3	90	30	—	126 (15)	39	231 (42)	234 (31)
до 2	15	15	—	53	10	84	117
Всего	1000 (125)	1000 (935)	1000 (457)	1000 (220)	1000 (320)	1000 (696)	1000 (413)

Примечание. В скобках — количество особей с зародышами, найденное в популяции.

домиков взрослых. Одиночные особи имели линзообразную форму домика с основанием до 8.5 мм в диаметре (Зоологический институт АН СССР, № 17291).

Balanus balanoides Linnaeus

B. balanoides является типичным литоральным обитателем и образует более или менее массовые поселения вдоль всех побережий Баренцева и Белого морей. Обитая в самых верхних горизонтах литорали, он живет при резких ежесуточных колебаниях самых различных факторов внешней среды. Зимой во время отлива особи замерзают, а в каждый прилив снова оттаивают; нередко они вмерзают в лед и в таком положении находятся в течение 2—3 месяцев. Не гибнут особи этого вида и при резких колебаниях солености: нередко во время отлива они остаются в русле совершенно пресных ручьев. Однако непрерывного действия воды пониженной солености (менее 23—25$^0/_{00}$) в Баренцевом и Белом морях они не выносят и в таких опресненных участках не живут.

На Восточном Мурмане и южнее Горла Белого моря поселения *B. balanoides* занимают довольно широкий горизонт литорали. Нижняя граница этих поселений на Восточном Мурмане лежит на уровне 80 см над 0 глубин, а верхняя может подниматься до 326 см над 0 глубин. В Белом море верхняя граница поселений расположена несколько ниже, что обусловлено меньшей амплитудой колебания уровня и губительным действием зимнего ледяного припая (табл. 46).

Значение *B. balanoides* в общем комплексе биологических процессов в прибрежной зоне довольно велико. Взрослые особи образуют весьма плотные поселения с биомассой до 4.77 кг/м^2 субстрата. В период размножения с 1 м^2 поселений этого вида в планктон поступает до 51 млн науплиусов (табл. 47), имеющих живой вес 362 г (38.2 г сухого органического вещества). Интересные подсчеты для южного берега Англии сделаны Муром (Moor, 1934, 1936). В среднем на 1 км побережья живет около 1 млрд особей, годовая продукция органического вещества которых составляет около 600 кг сухого веса. Ежегодно от этих особей в планктон поступает около 1000 млрд личинок, имеющих сухой вес более 90 кг. Принимая в расчет наши определения живого веса личинки, легко себе представить, что с 1 км береговой полосы в планктон ежегодно поступает около 7.1 т органического вещества, причем не менее 90% этого количества поедается планктоно-

Таблица 46

Максимальные плотности поселений, биомасса (на 1 м^2 субстрата) и средний вес одной особи *Balanus balanoides* в различных горизонтах литорали Восточного Мурмана и Белого моря

Восточный Мурман, валунно-каменистые россыпи полузакрытых берегов, 26 VII 1946				Кандалакшский залив Белого моря, каменистые россыпи полузакрытых берегов, 26 V 1946			
уровень над 0 глубин (см)	количество особей	биомасса (г)	средний вес особи (г)	уровень над 0 глубин (см)	количество особей	биомасса (г)	средний вес особи (г)
326	43	17.5	0.41	210	10235	1656.4	0.16
314	22100	4432.0	0.20	200	9000	2215.5	0.25
305	31200	4770.6	0.15	190	17375	831.3	0.05
276	33600	2757.0	0.08	160	13113	1155.1	0.09
160	27300	625.8	0.02	130	14774	867.8	0.06
80	12560	259.6	0.02	100	11100	1002.0	0.09
				70	27639	574.9	0.02

Таблица 47

Количество личинок, ежегодно выходящих в планктон с 1 м^2 поселений *Balanus balanoides* в различных местообитаниях Восточного Мурмана

Местообитание	Количество особей старше 2 лет	Процент особей с личинками	Общее количество личинок
Отвесные скалы на полузакрытых берегах, сильный прибой	12300	100	51084400
Каменистые россыпи			
Полузакрытые берега, прибой ослаблен	1640	92	1845400
Открытые берега, сильный прибой	2800	90	4309700
Закрытые берега, прибой отсутствует, сильное опреснение в отлив	2320	40	377700
Закрытые берега, верхний отдел литорали, животные зимой вмерзают в лед	2432	63	12220000
Закрытые берега в русле стекающего по литорали пресного ручья, в полную воду соленость нормальная	2126	34	843200

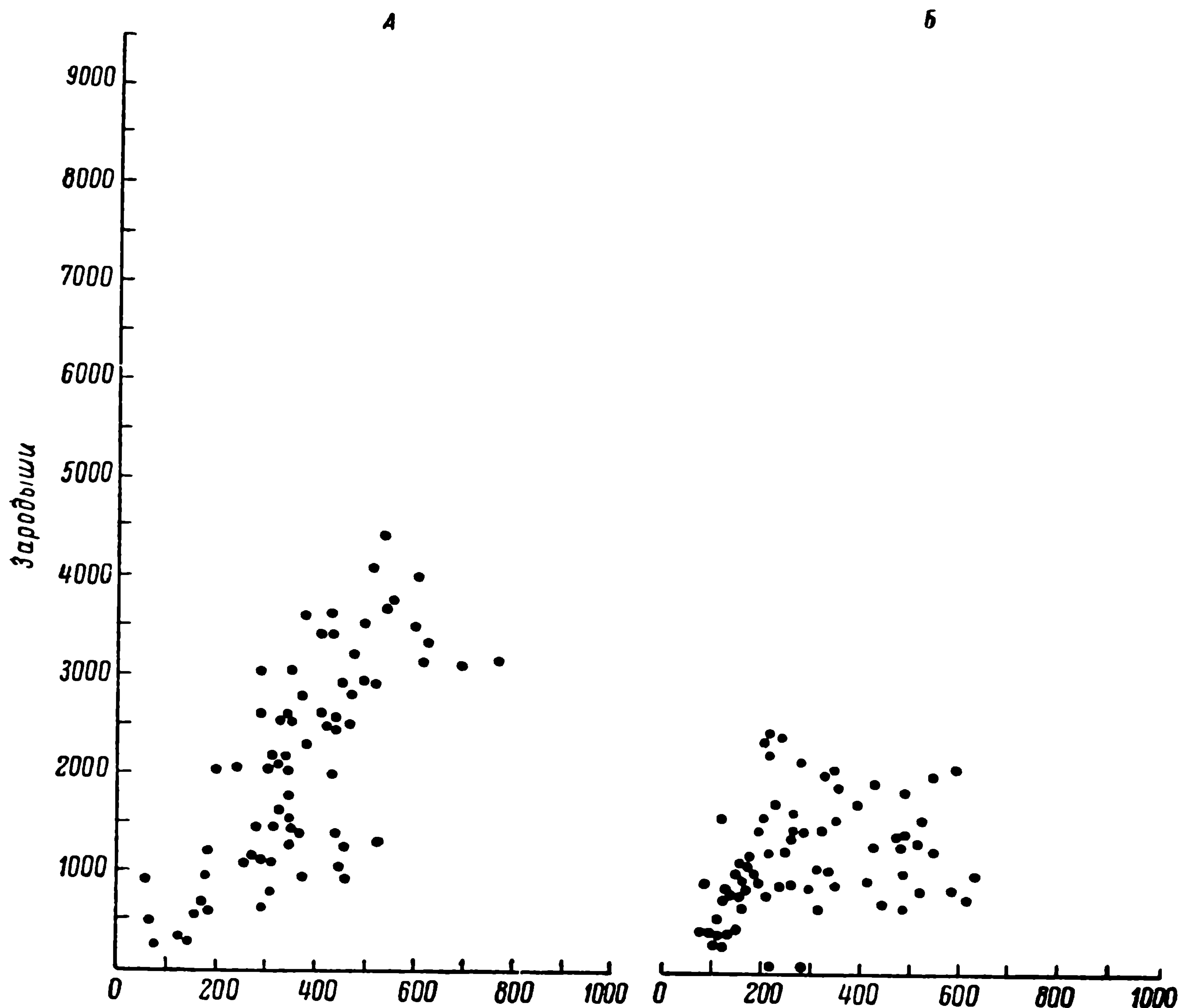


Рис. 91. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Balanus balanoides*, населяю

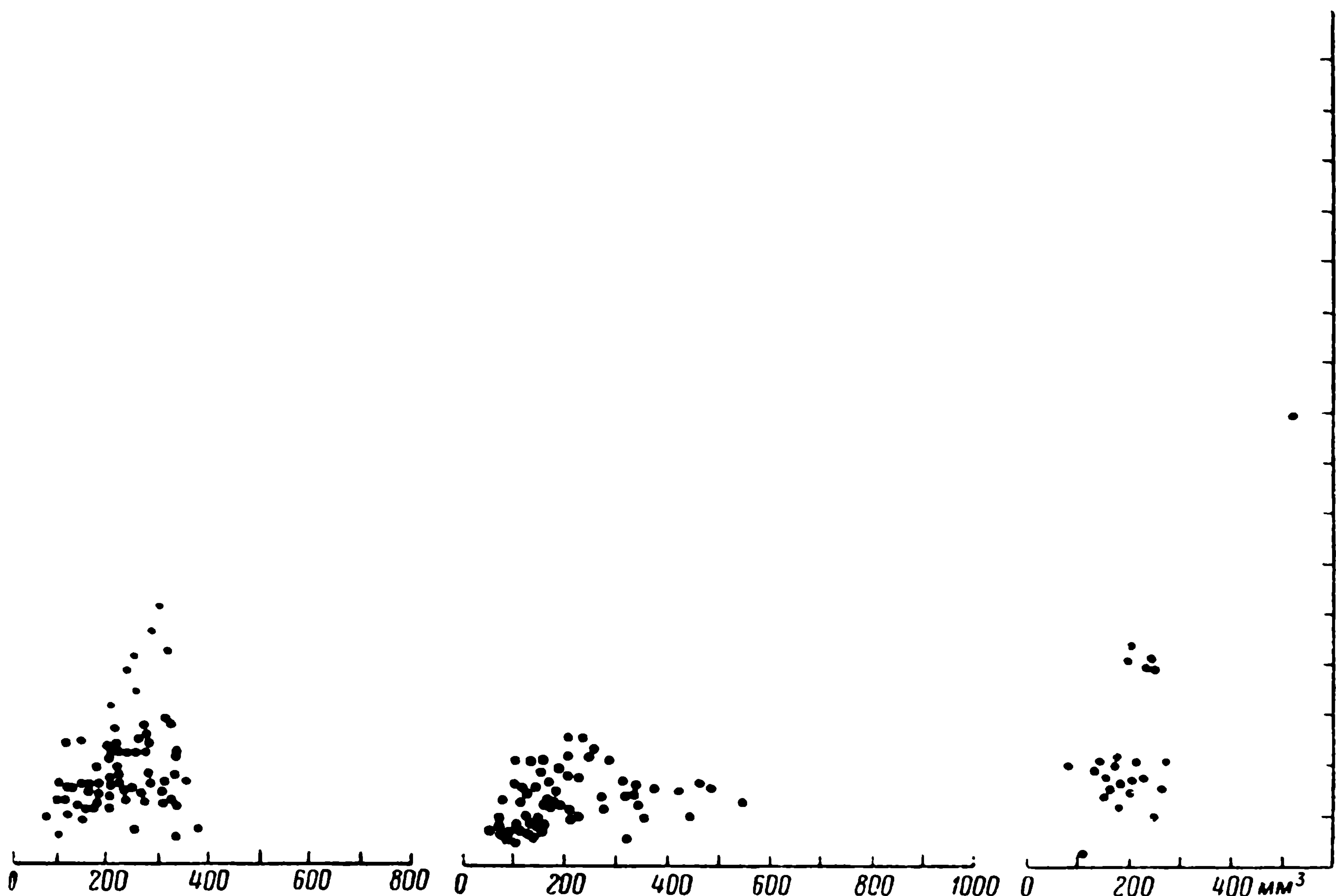
А — отвесные и ступенчатые скалы на открытых и полуоткрытых берегах; *Б* — каменистые россыпи ные находятся в русле пресного ручья, в полную воду соленость нормальная; *Д* — северный берег *нат* — объ

ядными животными или погибает от различных неблагоприятных воздействий.

В Белом море роль *B. balanoides* в формировании зоопланктона заметно снижена, что обусловлено главным образом уменьшением плотности поселений (табл. 46). Количество науплиусов, поступающих ежегодно в планктон с 1 м^2 поселений в различных горизонтах литорали на каменистых россыпях закрытых берегов Белого моря при условии сильных течений и отсутствия прибоя в мае 1946 г., колебалось от 3.3 до 16.4 млн (их вес от 23.2 до 116.6 г):

Уровень над 0 глубин (см)	Число половозрелых особей на 1 м^2	Процент особей с зародышами	Общее число личинок
210	6785	70	16418400
200	4839	90	7316400
190	1946	100	3269300
160	2976	100	4999700
130	2241	75	7006900
100	2600	50	4492800

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что относительное количество размножающихся особей увеличивается в средних горизонтах литорали и уменьшается как в верхних, так и в нижних. Например, на уровне 160—190 см над 0 глубин размножались все 100% взрослых осо-



щих различные местообитания Восточного Мурмана (*А—Г*) и Белого (*Д*) моря.
на полуоткрытых берегах; *В*, *Г* — каменистые россыпи на закрытых берегах. В малую воду живот- Кандалакшского залива. Каменистые россыпи на закрытых участках. (Здесь и далее *на оси орди*-ем тела).

бей; на уровне 210 см размножалось лишь 70%, а на уровне 100 см — только 50%.

Вдоль берегов Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли *B. balanoides* поселяется у границы отлива и прикрепляется уже только к таким участкам поверхности камней и скал, которые защищены от истирающего действия льда. Это же наблюдается нередко на открытых участках Воронки, Горла и Бассейна Белого моря.

На Восточном Мурмане развитие гонады начинается сразу же после выхода личинок и весенней линьки — в мае или даже в апреле. В конце июля или в начале августа происходит вторая линька, а вскоре после нее при температуре воды 8—14° созревшие яйца оплодотворяются и начинается их дальнейшее развитие. Уже в октябре в полости мантии можно видеть зародышей на стадии сегментации, а в конце декабря или в январе они имеют уже характерный науплиальный глаз, на этом дальнейшее развитие сильно замедляется. Первые науплиусы появляются в планктоне еще в январе, а в марте—апреле количество их достигает максимума; последние науплиусы встречаются в планктоне в конце июня. Первые циприсовидные личинки замечены в конце апреля, максимальное их количество наблюдалось в первой декаде мая, а к началу июня, т. е. ранее науплиусов, они исчезают.

Период превращения первых науплиусов в циприсовидную личинку продолжается около $3^1/_2$ месяцев; основная же масса науплиусов закан-

чивает превращение в течение полутора месяцев. По-видимому, часть науплиусов вообще метаморфоза не заканчивает и в молодых животных не превращается. В некоторые годы массовый выход науплиусов в планктон наблюдается в середине апреля, а массовое появление молоди — в середине мая.

Таблица 48

Размерный состав и плодовитость *Balanus balanoides* в различных местообитаниях

Средний объем домика (мм³)	Восточный Мурман				Белое море
	отвесные скалы открытых и полуоткрытых берегов	каменистые россыпи закрытых берегов			
		у нижней границы поселений	у верхней границы поселений	постоянное погружение и ежесуточные резкие колебания солености	западная часть Кандалакшского залива
950	7250	—	—	—	—
850	5750	—	—	—	—
750	5152	1360	—	—	—
650	4472	1375	—	—	—
550	4014	2200	1750	—	—
450	2567	1200	2062	1333	4393
350	2022	1865	1397	995	2350
250	1808	1583	1114	1050	1639
150	679	773	725	607	1429
50	500	417	—	321	—
Среднее количество зародышей у каждой размножающейся особи .	3005	1408	950	624	2133
Количество зародышей, продуцируемых на каждые 100 мм³	656	418	432	311	783

В Белом море развитие гонады, оплодотворение яиц и развитие зародышей происходят в общем в те же сроки. Однако резкое весеннее опреснение поверхностных вод задерживает выход личинок в планктон до середины июня, когда температура воды может достигать уже 10—12° Появление небольшого количества молоди замечено в Кандалакшском заливе в июле и даже в сентябре. В некоторые годы молоди не появляется вовсе, что бывает обусловлено гибелью всех личинок за время планктонной жизни.

У побережья Англии (Moor, 1934, 1936) науплиусы *B. balanoides* держатся в планктоне в течение круглого года с максимумом в марте—апреле; циприсовидные личинки, напротив, встречаются весьма ограниченное время — с апреля по июнь. Таким образом, время максимума науплиусов в планктоне и время существования циприд в прибрежных водах Англии и Восточного Мурмана вполне совпадает. По-видимому, и там значительная часть науплиусов не заканчивает метаморфоза, а, прожив некоторое время в планктоне, погибает. Развитие зародышей протекает здесь с декабря по февраль, после чего науплиусы выходят в планктон. Массовое количество молоди появляется в мае (Hoek, 1927), т. е. одновременно с тем, что наблюдается на Мурмане.

В Баренцевом море половая зрелость наступает обычно на 3-м году жизни, в наиболее благоприятные годы — на 2-м (Кузнецов, 1953). Индивидуальная плодовитость колеблется в весьма широких пределах. Среднее количество зародышей, вынашиваемых одной особью на Восточ-

ном Мурмане в разных местообитаниях, колеблется от 743 до 3005 (Приложение).

Наиболее высокую плодовитость имеют особи, живущие на отвесных скалах открытых и полуоткрытых берегов Восточного Мурмана в условиях наивысшей плотности поселений, наименьшую — на каменистых россыпях закрытых и опресняемых участков губ. Беломорские особи при сравнительно мелких размерах тела имеют довольно высокую плодовитость (рис. 91). При одинаковых размерах тела беломорские особи обычно вынашивают значительно большее число зародышей по сравнению с мурманскими. На единицу объема беломорские особи обычно вынашивают заметно больше зародышей, чем мурманские (табл. 48).

Наши материалы по Белому морю оказались довольно ограниченными, их удалось в значительной мере пополнить лишь в 1957—1958 гг. Как и следовало ожидать, беломорские особи отличаются от мурманских более мелкими размерами тела, замедленной скоростью роста, более ранним наступлением половой зрелости (отдельные особи приступали к размножению в конце 1-го лета жизни, а большинство — в конце 2-го, более мелкими размерами впервые размножающихся особей и сравнительно высокой индивидуальной плодовитостью. М. Н. Русанова предоставила в мое распоряжение результаты ее наблюдений по этому виду в районе мыса Картеш (устьевая часть губы Чупы на Карельском берегу Белого моря) (табл. 49).

Максимальная продолжительность жизни особей в районе мыса Картеш, по наблюдениям М. Н. Русановой, не превышала 10 лет, более 90% всех особей живет не более 8 лет. Встречаются местообитания, в которых при весьма малой численности особи отличаются очень высокой скоростью роста, высокой плодовито-

Таблица 49

Изменение индивидуальной плодовитости *Balanus balanoides* в различных обитаниях в районе мыса Картеш (по материалам М. Н. Русановой)

Место наблюдений	Количество изученных особей		Объем тела размножающихся особей (мм³)			Индивидуальная плодовитость			Количество зародышей на 1 см³ домика	Количество зародышей на природную популяцию в 1000 особей (тыс.)
		в том числе размножающихся	минимальный	максимальный	средний	минимальная	максимальная	средняя		
Отвесные и ступенчатые скалы										
На открытых участках литорали	51	48 (94.1%)	37	551	197	300	5096	2010	10191	1891.4
На закрытых участках литорали	65	57 (87.7)	49	421	163	309	6808	2230	13669	1955.7
Каменистые россыпи										
На открытых участках литорали	234	135 (57.7)	10	465	95	35	4372	561	5905	323.7
На закрытых участках литорали	135	100 (74.1)	58	398	178	124	5347	1823	10209	1349.4

стью и продолжительностью жизни не более 3 лет.

Все это свидетельствует о том, что условия Белого моря в значительно большей мере способствуют деятельности гонады, чем условия Мурмана. Во всех изученных случаях корреляция между размером тела и плодовитостью уменьшается по мере ухудшения условий существования особей (это ухудшение условий существования проявляется в сокращении индивидуальной плодовитости). В наименее благоприятных условиях корреляция становится минимальной и статистически недостоверной (см. Приложение).

По мере увеличения возраста животного закономерное повышение его плодовитости наблюдается не всегда, и более старшие особи довольно часто вынашивают меньшее число зародышей по сравнению с младшими (табл. 50).

У берегов Англии в нижнем отделе литорали плодовитость колеблется от 173 до 1372, составляя в среднем 479 зародышей на каждую размножаю-

Таблица 50

Индивидуальная плодовитость разных возрастных групп (среднее количество личинок на одну особь) *Balanus balanoides* в различных местообитаниях Восточного Мурмана и Белого моря

Возраст	Восточный Мурман, III 1948					Белое море, V 1946
	каменистые россыпи на полузакрытом берегу, прибой ослаблен	литораль, каменистые россыпи полузакрытых берегов, прибой ослаблен		отвесные скалы на полузакрытых берегах, сильный прибой	каменистые россыпи на закрытых берегах, прибой отсутствует	
		верхний отдел, зимой животные вмерзают в лед	средний отдел		сильное опреснение	сильное течение
2+	0	0	0	0	0	950
3+	540	980	665	2156	327	1680
4+	1065	1970	1579	4665	559	4193
5+	1010	1590	1664	7393	0	5535
6+	1165	3235	3142	5651	0	0
7+	1446	4881	4186	3909	—	—
8+	1311	—	—	—	—	—
9+	1448	—	—	—	—	—
10+	1640	—	—	—	—	—
11+	1205	—	—	—	—	—
12+	1366	—	—	—	—	—
13+	1517	—	—	—	—	—
Среднее	1223	1929	1707	2153	407	3502

щуюся особь. В среднем отделе литорали число вынашиваемых зародышей колеблется уже от 1160 до 5850, в среднем каждая особь вынашивает 3352 зародыша. У верхней границы поселений плодовитость возрастает еще больше: каждая особь вынашивает здесь от 737 до 13110 личинок, в среднем 4611. Как видно, плодовитость *B. balanoides* у побережья Англии заметно более высокая по сравнению с тем, что наблюдается в Баренцевом и Белом морях.

В Баренцевом море увеличение плотности поселений, позволяющее животным затрачивать меньше энергии на укрепление стенок домика и усиление связи с субстратом, вызывает увеличение в составе тела количества органического вещества, что в свою очередь благоприятно сказы-

вается на ускорении роста и увеличении плодовитости (Кузнецов, Матвеева, 1949).

Продолжительность жизни на литорали Восточного Мурмана 13—14 лет и, возможно, более, а в Белом море она обычно не превышает 10—11 лет. Если принять во внимание наступление половой зрелости в возрасте полных 2—3 лет, то из этого следует, что каждая особь размножается в течение жизни до 7—11 раз. Весьма интересны в этом отношении сведения Руннштрома (Runnström, 1925) о том, что на побережье Норвегии (в районе Бергена) половая зрелость наступает в конце 2-го лета жизни (появление молоди наблюдается в апреле), а следующей весной эти особи дают поколение личинок, после чего большинство погибает, возможно, лишь одиночным из них удается размножаться вторично.

Скорость роста (табл. 51) беломорских (живущих южнее Горла) особей в первые годы жизни более высокая, чем мурманских. Например, в возрасте 2+ объем тела одной особи на Восточном Мурмане в зависи-

Таблица 51

Средние размеры особи (объем домика, мм³) у разных возрастных групп *Balanus balanoides* на литорали Восточного Мурмана и Белого моря

Возраст (годы)	Восточный Мурман			Белое море				
	ступенчатая скала на полуоткрытом берегу, сильный прибой	отвесная скала на полузакрытом берегу, сильный прибой	каменистые россыпи на полузакрытом берегу, прибой ослаблен	каменистые россыпи открытого берега Воронки, сильный прибой	открытый участок южного берега Бассейна: ступенчатая скала	открытый участок южного берега Бассейна: каменистые россыпи, прибой ослаблен	Онежский залив, каменистые россыпи: на песчанистом пляже в северной части, прибой слабый	Онежский залив, каменистые россыпи: южная часть, прибой ослаблен
1+	—	—	—	12	—	221	87	40
2+	196	169	108	25	346	235	165	78
3+	490	308	109	63	376	437	205	123
4+	850	664	325	110	509	509	291	90
5+	1716	777	313	152	623	555	218	109
6+	—	890	465	151	592	592	326	97
7+	—	866	432	—	562	642	280	121
8+	—	—	427	—	—	812	351	177
9+	—	—	499	—	—	981	294	119
10+	—	—	547	—	—	—	317	—
11+	—	—	697	—	—	—	—	—
12+	—	—	557	—	—	—	—	—

мости от условий обитания колебался от 108 до 196 мм³, а в Белом море — от 78 до 346 мм³, наименьшие размеры тела были в Воронке Белого моря — 25 мм³. В последующие годы рост беломорских особей в большинстве случаев резко замедляется, они становятся уже меньше мурманских. Так, в возрасте 5+ средний объем тела мурманских особей колеблется от 313 до 1716 мм³, а в Белом море — от 109 до 623 мм³; в Воронке Белого моря в этом возрасте объем тела составляет в среднем лишь 152 мм³.

Balanus balanus (Linnaeus)

В Баренцевом и Белом морях этот вид распространен шире других видов усоногих раков. Значительные поселения его обнаружены вдоль всех побережий обоих морей, а одиночные особи встречены даже в центральной части Баренцева моря. Весьма характерны большие скопления этого вида в районе Канинско-Колгуевского мелководья. В Баренцевом море он живет от границы отлива до глубины 285 м; в Белом — обычно

не глубже 50—60 м. Интересно, что в Карском море *B. balanus* опускается на глубину до 520 м, а в Гренландском — до 2460. Следовательно, он может жить при всегда отрицательных температурах воды.

У границы отлива вдоль берегов Восточного Мурмана *B. balanus* поселяется преимущественно на боковых сторонах камней и часто обрастает литотамнием. Здесь животные, как правило, прикрепляются только к поверхности камня и имеют низкие домики с сильно расширенным основанием. На глубине 25—30 м и более основным субстратом служат уже раковины моллюсков, вообще же *B. balanus* может использовать для прикрепления любой твердый субстрат. Существенной чертой этого вида служит способность особей прикреплять свои домики друг на друге. Нередко уже на глубине 15—20 м встречаются целые гроздья, составленные из десятков особей, сидящих в несколько ярусов. Домики погибших балянусов долгое время не разрушаются и служат субстратом для прикрепления новых особей. Нами было подсчитано, что домики, служащие основой гроздьев, принадлежали особям, жившим по меньшей мере 100 лет назад.

В Белом море незначительные поселения могут быть встречены повсюду, но более или менее обширные, состоящие из одиночных особей, обнаружены в настоящее время только в северной половине Онежского залива на глубине 30—54 м. При работах в течение 1946—1952 гг. многоярусные поселения гроздьями, подобные тем, что так характерны для сублиторали Баренцева моря, здесь не встречалось. Тем не менее такие поселения, по-видимому, не были здесь редкостью в конце прошлого и начале текущего столетия. Так, по сборам Романского, в 1911 г. многоярусные поселения гроздьями были обнаружены, например, на глубине около 32 м вблизи Соловецкого острова (Зоологический институт АН СССР, № 17297).

У побережья Восточного Мурмана созревание половых продуктов заканчивается только к декабрю. В конце декабря или в январе при температуре воды от —1 до +3° происходит оплодотворение и начинается развитие зародышей. Уже в марте повсеместно в мантийной полости размножающихся особей имеются вполне сформировавшиеся науплиусы, выход которых в планктон осуществляется в марте—апреле при температуре воды около 2°. Появление молоди на камнях у границы отлива наблюдалось в первой половине мая.

У границы отлива объем тела размножающихся особей составляет в среднем 4025 мм^3, а плодовитость — 15 670. Корреляция между размером тела и плодовитостью здесь небольшая и статистически недостоверная (рис. 92 и Приложение).

На глубине 25—30 м средний объем тела размножающихся особей несколько уменьшается и составляет 3615 мм^3, а плодовитость заметно возрастает: каждая особь в среднем вынашивает уже 20 171 зародыша. Корреляция между размером тела и плодовитостью становится совершенно четкой и достоверной.

На глубине 40—60 м резко увеличиваются размеры и плодовитость животных. Средний объем тела размножающихся особей составляет здесь 10 158 мм^3, а плодовитость — 30 446. Корреляция между плодовитостью и размером тела несколько снижается, но остается достаточно ясной и вполне достоверной.

При одинаковых размерах тела наиболее плодовитыми оказываются особи на глубине 25—30 м; на единицу объема они вынашивают значительно большее число зародышей по сравнению с тем, что наблюдается у границы отлива и на глубине 40—60 м (табл. 52).

У побережья Восточного Мурмана продолжительность жизни особей достигает 37—39 лет, наиболее крупные из них имеют объем тела до

21 тыс. мм^3. Однако максимальная продолжительность жизни, которой могут достигать единичные особи, еще не характеризует жизни всей популяции. Важнейшее значение имеет продолжительность жизни большинства особей, составляющих ту или иную популяцию. На глубине до 2 м в составе популяции имеется особей в возрасте более 10 лет — 46.60%, более 15 лет — 24.30%, более 20 лет — 10.9% и более 25 лет — 3.00%. На глубине 25—30 м более 10 лет живет только 37.7%, более 15 лет — 9.0%, более 20 лет — 3.0% и более 25 лет — лишь 0.4%. На глубине 40—60 м выживаемость заметно возрастает: более 10 лет — 67.0% особей, более 15 лет — 51.0%, более 20 лет — 27.4% и более 25 лет — 7.6%. Нетрудно заметить, что усиленная деятельность гонады у особей, живущих на глубине 25—30 м, сопровождается резким сокращением продолжительности жизни.

В Онежском заливе Белого моря, по наблюдениям в 1950 г., самые крупные особи имели размер тела 3206 мм^3, а минимальная продолжительность их жизни не превышала 13 лет. Более 5 лет здесь выживало 36.9% особей, а свыше 10 лет — только 1.8%.

Таблица 52

Изменение индивидуальной плодовитости *Balanus balanus* в зависимости от глубины обитания

Объем тела (мм^3)	Среднее	Глубина 0—2 м	Глубина 25—30 м	Глубина 40—60 м
20000—22000	21000	—	—	35750
18000—22000	19000	—	—	64200
16000—18000	17000	—	—	57200
14000—16000	15000	—	—	35857
12000—14000	13000	—	—	29167
10000—12000	11000	—	—	57750
8000—10000	9000	—	—	30167
6000—8000	7000	21000	34429	23125
4000—6000	5000	16667	34571	13500
2000—4000	3000	20080	15727	13333
до 2000	1000	5857	5652	6367
Среднее количество зародышей у каждой размножающейся особи	—	15670	20171	30446
Количество зародышей, продуцируемых на каждые 100 м^3 тела	—	390	558	300

Из табл. 53 видно, что беломорские особи по меньшей мере в течение первых 8 лет жизни растут значительно быстрее мурманских. Измельчание беломорских особей обусловлено главным образом резким сокращением продолжительности их жизни и отчасти прекращением роста в возрасте 8—10 лет и старше; мурманские же особи растут непрерывно в течение всей жизни. Можно также указать, что угнетение беломорских особей, по-видимому, увеличивается в течение последних десятилетий. Например, в 1891 г. Н. М. Книпович около Соловецкого острова добывал *B. balanus*, имевших диаметр основания 31.4 мм, диаметр вершины 13.3 мм и высоту 22.7 мм; общий объем тела таких особей составлял 4697 мм^3 (Зоологический институт АН СССР, № 16704). Как видно,

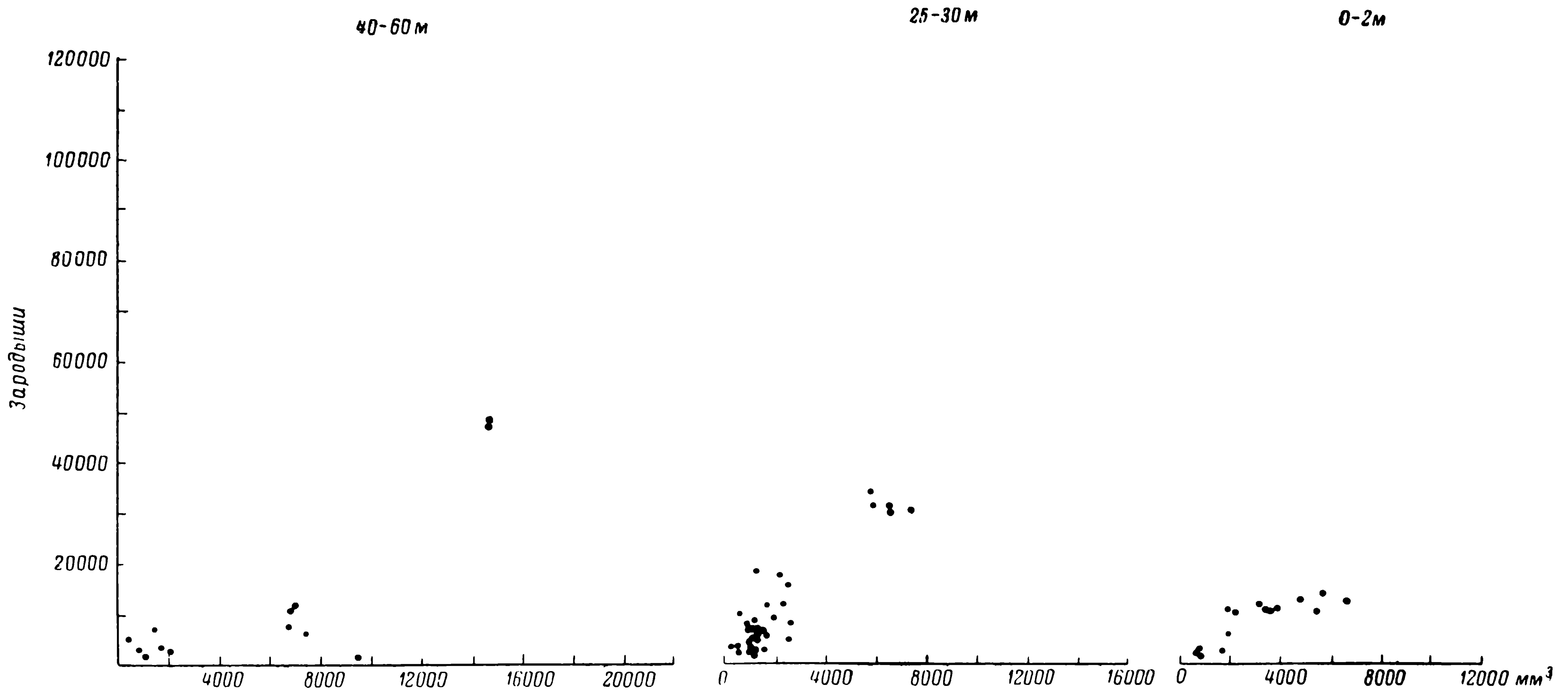


Рис. 92. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Balanus balanus*, населяющих различные глубины в прибрежных водах Восточного Мурмана.

Таблица 53

Скорость роста особей *Balanus balanus* в различных местообитаниях Восточного Мурмана и в Белом море (объем тела в мм³)

Местообитание	Возраст (годы)						
	1	3	5	8	10	15	20
Восточный Мурман							
Глубина 0—2 м	—	262	698	1037	1133	4653	—
Глубина 25—30 м	26	159	438	1117	1720	3146	11344
Глубина 40—60 м	41	320	1051	1735	2828	9857	14179
Белое море							
Онежский залив, глубина 54 м.	46	1172	1490	2264	2019	—	—

сравнительно недавно в Белом море встречались особи примерно в полтора раза более крупные, чем теперь.

Природная популяция в 1000 особей ежегодно дает в планктон до 17 млн личинок, имеющих живой вес около 158 г.

Balanus crenatus Bruguiere

Вдоль побережья Восточного Мурмана *B. crenatus* может быть встречен от самого нижнего горизонта литорали до глубины 150—200 м. По Канинско-Колгуевскому мелководью массовые скопления этого вида, преимущественно на раковинах моллюсков, распространены до побережья Новой Земли и поднимаются вдоль него до Маточкина Шара. Имеется он и у о. Медвежий, а отдельные местонахождения известны у берегов Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа.

В Воронке и в северной части Горла Белого моря во многих местах все дно занято сплошными поселениями *B. crenatus*. Массовость поселений, большая плодовитость и высокая скорость роста приводят к тому, что здесь этот вид является весьма мощным фактором грунтообразования. Достаточно сказать, что обычный прямоугольный зоологический трал за 5—10 мин. работы нередко приносит на борт 2—3 т грунта, состоящего почти исключительно из разрушенных и целых домиков отмерших животных. Живые особи могут прикрепляться к самым различным предметам: к раковинам моллюсков, к панцирям крабов, но основным субстратом для них служат домики этого же вида. Нами было подсчитано, что на домике высотой 44 мм и в возрасте 5+ может поселяться до 62 особей в возрасте от 0+ до 1+, причем многие из этих особей достигали уже высоты 10 мм. Укажем, что у границы отлива животные во всех случаях избегают поселяться друг на друге и прикрепляют свои домики только к основному субстрату. Интересно, что у берегов Англии благодаря непрерывному оседанию циприсовидных личинок и крайне высокой скорости роста молоди такие гроздья (высотой до 9.5 см и диаметром 3—5 см) образуются в течение одного лета. На литорали здесь уже к осени жизненный цикл основной массы особей заканчивается и они погибают (Barnes a. Powell, 1950).

Массовые скопления мелких *B. crenatus* на камнях и на раковинах моллюсков имеются в местах с быстрым течением и южнее Горла Белого моря, особенно они развиты в северной части Онежского залива.

B. crenatus широко распространен: он известен с западного побережья Гренландии (Stephensen, 1913), встречается всюду вдоль побережий Норвежского и Северного морей, а вдоль побережий Тихого океана с одной стороны доходит до Японии, а с другой — до Калифорнии (Nillson-Cantell, 1921; Herz, 1933). В Балтийском море он идет на восток до о. Борнхольм и выдерживает колебания солености от 0.32 до 35‰ (Fischer, 1928). Прикрепившись к подводным частям кораблей, *B. crenatus* «путешествует» по всем морям и океанам.

У побережья Восточного Мурмана и в Горле Белого моря этот вид живет при сезонных колебаниях температуры от —1.5 (нередко температура у границы отлива может опускаться и еще ниже) до +12°, тогда как в заливе Сан-Франциско — при температуре, по-видимому, не ниже 17—21° В соответствии с такими широкими экологическими возможностями резко изменяются и биологические свойства особей в различных частях географического ареала вида. Эти изменения в основном идут в направлении замедления всех жизненных функций организма по мере его продвижения на север.

В Горле Белого моря на глубине 65 м откладывание яиц в мантийную полость происходит в конце мая—в июне, а науплиусы в планктоне встречаются с середины до конца лета. Молодые животные появляются главным образом во второй половине лета. В отличие от этого на побережье Англии (Pyefinch, 1948) и Калифорнии (Herz, 1933) выход науплиусов наблюдается с марта до ноября, а появление молоди — с апреля и до конца лета. Особи, появившиеся в апреле, к концу лета достигают своей предельной длины 28—30 мм и заканчивают свой жизненный цикл, прожив, таким образом, около 6 месяцев. Половая зрелость этих особей наступает в возрасте 2—3 месяцев, и уже в июле они дают поколение личинок, которые прикрепляются к субстрату до конца лета. Среди особей с базальной длиной 4—5 мм уже могут встречаться достигшие половой зрелости, а среди особей с базальной длиной 12—14 мм размножаются все.

Совсем иное дело в Горле Белого моря. Рост особей характеризуется здесь следующими данными:

Возраст	1+	2+	3+	4+	5+
Объем тела (мм³) .	. 377	2151	3238	3973	4590

В подавляющем большинстве случаев домики животных имеют форму слегка изогнутого конуса с диаметром основания меньше диаметра вершины. В течение первых двух лет жизни домик растет преимущественно в ширину, т. е. увеличивается диаметр его основания и вершины. Почти всегда в этом возрасте домик имеет форму усеченного конуса высотой не более 10—15 мм. На 3-м году жизни направление роста резко меняется: в течение одного года высота домика увеличивается до 30—40 мм, причем эта вновь выросшая часть имеет уже диаметр вершины больше диаметра основания. В последующие годы различие в размерах основания и вершины увеличиваются, а к концу жизни диаметр основания составляет лишь около $^1/_3$ диаметра вершины.

Половая зрелость наступает только на 4-м году жизни, следовательно, в отличие от особей с побережья Англии и Калифорнии, для завершения жизненного цикла здесь требуется не 6 месяцев, а минимум 4 года. В размножении одновременно принимают участие лишь около половины взрослых особей. Например, 30 июня среди особей в возрасте 3+ вынашивало зародышей 42%, в возрасте 4+ — 46% и в возрасте 5+ — 33%. Особи более старших возрастных групп встречаются единично, размножающихся в это время года среди них не было.

Объем тела размножающихся особей колебался от 2507 (диаметр основания 8.2 мм, диаметр вершины 12.3 мм и высота 30.0 мм) до 9183 мм³

(диаметр основания 16.2 мм, диаметр вершины 19.7 мм и высота 36.5 мм), составляя в среднем 4785 мм³. Каждая особь вынашивала от 4950 до 29 877 зародышей, в среднем 15 667 (рис. 93 и Приложение). Корреляция между размером тела и плодовитостью статистически недостоверная.

Южнее Горла Белого моря, в Онежском и Кандалакшском заливах, в 1946—1952 гг. на мелких камнях и на раковинах моллюсков довольно часто можно было встретить однорядные поселения мелких особей (обычно объем домика не превышал 300—400 мм³). Стенки домиков с поверхности часто были разрушены, поэтому точное определение их возраста оказалось крайне затрудненным. Судя же по отдельным особям, продолжительность их жизни едва ли превышала 4—6 лет.

Существенно отличались здесь поселения этого вида в конце прошлого и в начале текущего столетия. Так, в сборах Фаусека в 1889 г. в прибрежной зоне Кандалакшского залива *B. crenatus* поселялись гроздьями в 3—4 яруса. Особи имели предельный возраст 8 лет и объем тела до 797 мм³ (диаметр основания 10.2 мм, диаметр вершины 7.0 мм и высота 13.6 мм; Зоологический институт АН СССР, № 17188). Согласно сборам Романского, в 1908 г. в северной части Онежского залива массовые поселения располагались на мелких камнях и на раковинах мидий; нередко животные прикреплялись и здесь друг к другу, образуя гроздья в 2—3 яруса. Самые крупные особи имели объем домика 1147 мм³ (диаметр основания 10.4 мм, диаметр вершины 8.4 мм и высота 15.0 мм; Зоологический институт АН СССР, № 17192). Следует заметить, что поверхность домиков, особенно в Кандалакшском заливе, была в очень хорошей сохранности и имела резко выраженные годовые кольца.

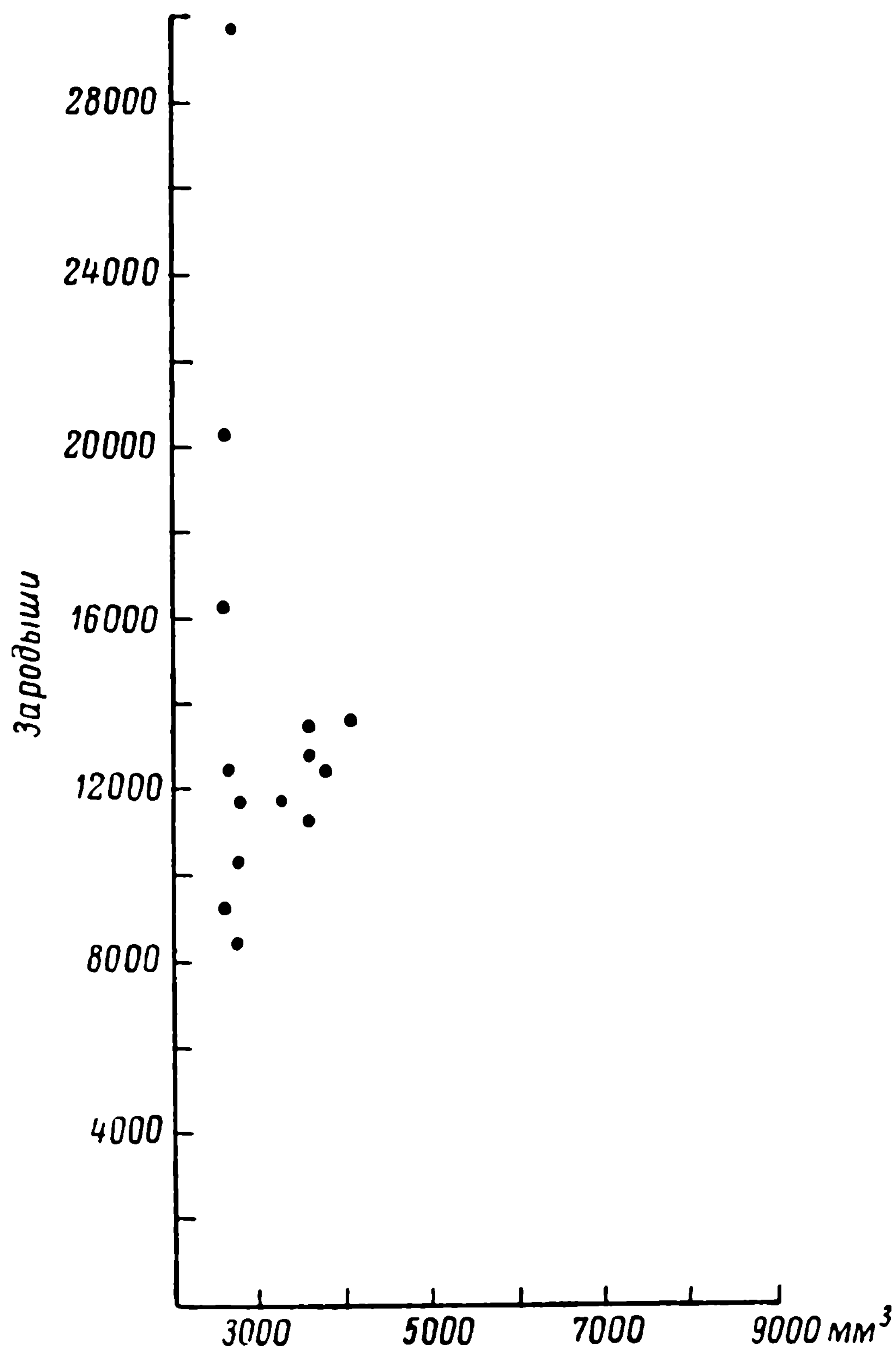


Рис. 93. Изменчивость индивидуальной плодовитости *Balanus crenatus*, обитающих на глубине 65 м в северной части Горла Белого моря.

Таким образом, и в отношении этого вида в Белом море замечается та же интересная особенность — возросшее угнетение жизнедеятельности в течение последнего столетия.

Balanus hameri (Ascanius)

B. hameri относится к числу бореальных видов и в водах Баренцева и Белого морей в незначительном количестве встречается преимущественно в местах с быстрыми течениями на глубинах от 15 до 200 м. Более или менее постоянные поселения гроздьями он образует в Маточкином Шаре,

в Карских Воротах, в Югорском Шаре, в районе о. Колгуев и в Горле Белого моря. В центральной, северной и северо-восточной частях Баренцева моря и в Белом море южнее Горла *B. hameri* не обнаружен.

В Северном море он известен у берегов Англии (Moor, 1933) и в Скагерраке на глубине до 224 м. Имеется указание и на нахождение этого вида у западного берега Гренландии на глубине 14—38 м (Stephensen, 1913).

У побережья Англии на глубине около 45 м самые старшие особи имели возраст 9 лет и внешний объем домика до 45 см³. Скорость роста характеризуется следующими данными: 1 год — 0.06 см³, 2 года — 0.39 см³, 3 года — 4.94 см³, 4 года — 6.85 см³ и 5 лет — 11.50 см³. Размножение начинается, по-видимому, уже на 3-м году жизни. Оплодотворение и вымет половых продуктов в мантийную полость происходят между декабрем и мартом (Moor, 1933).

В юго-восточной части Баренцева моря и в Горле Белого моря объем тела наиболее крупных особей достигает 40 см³, а продолжительность жизни — 25 лет и более. Промеры и определения возраста у небольшого числа молодых особей дают основание считать, что рост баренцевоморских и беломорских представителей этого вида сильно замедлен. В августе размеры тела были 0+ 0.027 см³, 1+ 0.206 см³, 2+ 0.735 см³, 3+ 1.177 см³, 4+ 1.926 см³, 5+ 2.824 см³. Таким образом, в наших северных водах *B. hameri* в возрасте 5 лет имеют примерно в 4 раза меньшие размеры, чем у берегов Англии. Тем не менее к концу жизни размеры животных в обоих пунктах становятся практически равными.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Изменчивость величины тела размножающихся самок и их индивидуальная плодовитость

Вид и место наблюдения популяции	Объем тела (мм³)			Плодовитость			$r \pm m_r$
	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$	
Balanus balanoides							
Восточный Мурман:							
Отвесные и ступенчатые скалы на открытых и полуоткрытых берегах	458±22	± 209±15	45.6±4.0	3005±205	±1970±142	65.6±6.6	+0.79±0.04
Каменистые россыпи на полузакрытых берегах	337±22	± 203±14	60.2±5.9	1408±95	± 896±64	63.6±6.4	+0.22±0.10
Каменистые россыпи на закрытых берегах	285±14	± 122±9	42.8±3.8	1232±103	± 950±73	77.1±8.8	+0.42±0.09
Каменистые россыпи на закрытых берегах, в малую воду животные в русле пресного ручья, в полную воду соленость нормальная	239±17	± 146±12	61.1±6.8	743±74	± 624±53	84.0±11.0	+0.26±0.11
Белое море:							
Северный берег Кандалакшского залива	272±16	± 113±11	41.5±4.1	2133±155	± 1104±110	51.8±6.4	+0.57±0.10
B. balanus							
Глубина 40—60 м	10158±784	±6073±544	58.8±7.0	30446±3226	±24839±2279	81.3±11.4	+0.54±0.09
Глубина 25—30 м	3615±420	±3022±296	83.6±12.5	20171±2444	±17600±1725	87.2±13.6	+0.86±0.04
Глубина 0 м	4025±441	±2379±13	59.1±17.1	15670±1916	±10344±1361	66.0±11.2	+0.33±0.16
B. crenatus							
Горло Белого моря, глубина 65 м	4785±295	±1977±208	41.3±5.0	15667±766	± 5130±540	32.7±3.7	+0.23±0.14

Вид и место наблюдения популяции	Длина тела (мм)				
	min	max	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$
Pandulis annulicornis					
Баренцево море:					
Прибрежная, глубина до 100 м	34.3	72.8	52.3±0.5	±7.2±0.3	13.8±0.6
Открытого моря, глубина более 100 м	41.4	78.0	58.2±0.6	±7.8±0.5	13.4±0.8
Из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос	46.7	72.8	62.9±1.1	±6.4±0.7	10.2±1.2
Spirontocaris spinus					
Баренцево море:					
Глубина более 100 м	17.1	42.9	28.4±0.6	±4.5±0.4	15.8±1.6
Глубина от 50 до 100 м	22.3	34.3	26.6±0.3	±3.1±0.2	11.7±0.9
Глубина до 50 м	17.2	38.6	26.0±0.1	±1.1±0.1	4.2±0.3
Из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос	21.7	42.3	32.9	—	—
Из Бассейна и заливов Белого моря	38.0	49.0	45.4	—	—
Hetairus polaris					
Баренцево море:					
Глубина до 50 м . .	26.4	46.6	34.0±0.3	±3.1±0.2	9.1±0.5
Глубина от 50 до 100 м	21.0	45.3	32.4±0.4	±3.8±0.3	11.7±0.4
Глубина более 100 м . .	22.9	41.3	32.4±0.4	±3.6±0.3	11.7±1.0
Из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос	28.6	49.0	37.5±2.1	±8.7±1.4	23.2±4.1
Eualis gaimardi					
Баренцево море:					
Глубина до 50 м	19.6	40.6	32.5±0.3	±3.6±0.2	11.1±0.7
Глубина 50—100 м	25.0	41.0	31.9±0.3	±2.1±0.2	6.6±0.7
Из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос . . .	23.1	41.0	30.6±0.3	±3.5±0.2	11.4±0.8
Из бассейна и заливов Белого моря	31.0	53.2	41.7±0.7	±4.9±0.5	11.7±1.3
Sabinea septemcarinata					
Баренцево море:					
С глубины более 100 м	36.0	83.4	49.9±1.1	±5.2±2.8	10.4±1.6
С глубины 50—100 м .	41.3	58.4	52.3±0.7	±3.7±0.5	7.1±0.9
Из Бассейна и заливов Белого моря	55.0	85.0	65.7±0.9	±5.6±0.6	8.6±1.0
Pagurus pubescens					
Баренцево море:					
Прибрежная	3.9	27.0	10.2±0.6	±5.8±0.4	56.9±5.2
самки 1-го года	3.9	10.5	6.1±0.2	±1.6±0.1	26.2±2.4
самки 2-го года	11.4	21.5	17.7±0.4	±1.9±0.2	10.7±1.4
Открытого моря	7.0	25.0	16.0±0.6	±5.2±0.4	32.5±2.8
самки 1-го года	7.0	14.6	9.3±0.4	±2.1±0.3	22.6±3.1
самки 2-го года	15.2	23.5	19.2±0.3	±1.9±0.2	9.9±1.1
Белое море:					
Из Воронки и Горла	6.5	12.4	9.6 (?)	—	—
Из Бассейна и заливов	9.0	22.0	14.3±0.3	±2.6±0.2	18.2±1.6
самки 1-го года	10.1	16.5	12.9±0.2	±1.4±0.1	10.9±1.1
самки 2-го года	16.4	20.5	18.5±0.3	±1.1±0.2	5.9±1.0

Плодовитость					$r \pm m_r$	$R \pm m_R$
min	max	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$		
280	3100	1162±32	±472±23	40.6±2.2	+0.71±0.03	46±0.0
320	2760	1271±44	±524±33	41±2.8	+0.54±0.06	41±5
312	2380	1397±102	±610±71	43.4±6.0	+0.71±0.06	69±11
31	428	155±12	±86±8	55.5±6.8	+0.65±0.08	9.5±1.9
23	423	147±8	±75±6	51.0±4.9	+0.45±0.09	11.0±2.4
28	392	182±7	±77±7	42.4±3.2	+0.61±0.06	14.4±0.6
63	493	223	—	—	—	—
405	940	591	—	—	—	—
38	186	83±2	±27±2	32.5±2.1	+0.52±0.06	4.5±0.6
18	158	68±2	±26±2	37.9±2.9	+0.67±0.05	4.7±0.5
16	112	49±3	±20±2	40.8±4.2	+0.65±0.07	3.8±0.4
32	218	110±11	±48±8	43.6±8.6	+0.63±0.13	5.1±1.0
63	980	309±18	±190±13	65.6±5.3	+0.75±0.04	25±0.3
126	640	316±11	±70±8	22.2±2.6	+0.76±0.07	19±2
43	480	192±9	±94±7	49.0±4.1	+0.65±0.06	17±2
140	1050	510±31	±201±22	39.4±4.8	+0.61±0.09	25±3
43	386	182±18	±82±14	45.1±8.2	+0.51±0.16	8.5±0.3
62	643	193±18	±102±13	59.0±4.4	+0.21±0.17	8.0±4.9
136	710	341±20	±128±14	53.1±7.5	+0.59±0.10	13.3±0.9
85	8780	1574±212	±2116±150	140.8±19.1	+1.00±0	362±0
85	580	286±16	± 132±11	46.2±4.8	+0.64±0.07	528±0
380	5521	309±199	±1112±141	32.8±4.4	+0.07±0.18	42±101
49	9200	3341±284	±2560±200	76.6±8.9	+0.92±0.02	456±22
49	1920	547±89	± 490±64	89.7±6.4	+0.81±0.06	188±25
1280	6365	4246±193	±1272±137	30.0±3.5	+0.22±0.14	140±100
174	1487	576 (?)	—	—	—	—
213	4354	1878±122	±1001±86	53.3±5.8	+0.91±0.02	323±19
213	1936	1310±50	± 400±40	30.5±3.3	+0.56±0.10	632±33
2760	4354	3471±88	± 362±62	10.4±1.8	+0.46±0.19	240±71

Вид и место наблюдения популяции	Длина тела (мм)				
	min	max	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$
Hyas araneus hoeki					
Баренцево море:					
Прибрежная .	49.2	100.0	78.3±0.7	±8.2±0.5	10.5±0.6
Восточного, открытого моря	42.7	71.0	57.4±1.0	±6.3±0.7	10.2±1.1
Белое море:					
Из юго-западной части Воронки	49.0	79.0	64.6±0.9	±5.8±0.7	9.0±1.1
Из Онежского залива	37.0	56.0	48.5±0.7	±5.6±0.5	11.5±1.0
H. coarctatus					
Из района мыс Нордкап—Лофотенские острова .	27.0	55.0	39.9±1.0	±6.2±0.7	15.6±1.8
Из прибрежных вод Восточного Мурмана . .	14.4	42.4	28.1±0.9	±5.9±0.6	21.0±2.3
Из района к северу от линии мыс Черный—мыс Святой Нос	16.4	36.0	22.8	—	—
Idothea baltica					
Губа Дальне-Зеленецкая 1948—1950 гг.	12.9	26.7	18.2±0.2	±2.4±0.1	15.2±0.9
февраль—март	—	—	18.2±0.2	±1.6±0.2	8.8±1.0
июль—август	—	—	17.9±0.3	±2.2±0.2	12.3±1.2
I. granulosa					
Губа Дальне-Зеленецкая, за весь период наблюдений	9.6	20.5	14.5±0.2	±2.0±0.1	13.8±0.8
февраль—март	13.5	17.0	15.2±0.2	±1.0±0.1	6.6±0.7
июль—август	10.2	20.5	14.7±0.3	±2.1±0.2	14.3±1.5
О. Б. Харлов:					
лето 1949 г.	9.2	19.5	13.6±0.3	±2.1±0.2	15.4±1.6
лето 1950 г.	14.0	18.8	15.7±0.2	±1.2±0.1	7.7±0.9
I. pelagica					
Губа Дальне-Зеленецкая, за весь период размножения 1950 г.	8.0	15.0	9.7±0.1	±1.0±0.1	10.3±0.7
май—июнь	—	—	9.8±0.3	±2.2±0.2	22.4±2.3
октябрь	—	—	10.0±0.2	±0.8±0.1	8.0±1.4
Весь период размножения 1951 г.	6.2	12.1	9.2±0.2	±1.3±0.1	14.1±1.4
май—июнь .	6.2	10.0	8.6±0.2	±1.0±0.1	11.6±1.6
сентябрь—октябрь	8.9	12.1	10.5±0.2	±0.8±0.1	7.6±1.2
Jaera marina					
Восточный Мурман:					
1946 г.	2.4	3.4	2.9±0.05	±0.3±0.04	10.3±1.3
1947 г.	—	—	3.1±0.1	±0.7±0.1	22.6±2.6
1948 г.	—	—	3.5±0.05	±0.5±0.04	14.3±1.3
1949 г. .	—	—	36±0.1	±0.7±0.1	19.4±2.1
Белое море 1947 г.	2.0	3.2	2.5± (?)	—	4.0±0.3
Limnoria ligorum					
Восточный Мурман 1946 г.	—	—	4.2±0.06	±0.4±0.04	9.5±1.0
июль 1951 г.	3.6	6.0	4.4±0.07	±0.5±0.05	11.4±1.0
август .	—	—	3.6±0.05	±0.3±0.04	8.3±1.8
сентябрь—октябрь	—	—	4.1±0.1	±0.4±0.05	9.8±1.2
ноябрь—декабрь 1951 и 1952 гг.	—	—	3.4±0.1	±0.5±0.1	14.7±1.9

Плодовитость					$r \pm m_r$	$R \pm m_R$
min	max	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$		
9478	109680	41684±1560	±19500±1112	46.8±3.2	—	—
1416	33000	17498±1115	±7250±788	41.4±5.2	+0.42±0.14	478±161
4112	47811	21111±1863	±11180±1315	52.5±5.4	+0.39±0.14	—
2479	27346	12498±702	±5900±500	47.2±4.9	+0.54±0.08	667±105
903	16120	5711±582	±3610±415	63.2±9.7	+0.71±0.08	438±81
317	10878	3244±305	±2012±206	62.0±8.8	+0.96±0.01	332±15
434	4568	2057	—	—	—	—
18	386	133±5	±66±4	49.6±3.4	+0.35±0.07	—
39	224	109±7	±48±5	44.0±5.5	+0.33±0.14	—
62	386	158±8	±60±6	38.0±4.3	+0.46±0.11	—
18	307	122±4	±53±3	43.4±2.9	+0.33±0.07	—
43	130	82±3	±23±2	28.0±3.0	+0.40±0.20	—
39	307	126±7	±52±5	41.3±4.8	+0.57±0.1	—
32	198	104±6	±39±4	37.5±4.6	+0.58±0.11	—
31	307	177±9	±55±6	31.1±3.8	+0.39±0.14	—
6	83	36±2	±19±1	52.8±4.6	+0.37±0.09	—
8	83	44±2	±17±2	38.6±4.2	+0.37±0.12	—
6	46	21±2	±9±2	42.9±8.6	+1.10±0.24	—
5	72	39±2	±15±1	39.5±(?)	—0.05±0.14	—
21	68	47±2	±12±1	25.5±3.8	+0.49±0.14	—
17	72	31±3	±13±2	41.9±7.8	—0.05±0.23	—
2	25	14±1	±6±1	42.9±6.2	+0.36±0.15	—
—	—	17±2	±11±1	64.7±10.3	+0.78±0.06	—
—	—	20±1	±10±1	50.0±4.8	+0.51±0.08	—
—	—	26±1	±9±1	34.6±4.1	+0.52±0.11	—
9	49	26±1	±8±1	30.8±2.4	+0.36±0.09	—
—	—	22±1	±6±1	27.3±3.2	+0.37±13	—
8	37	20±1	±7±1	35.0±3.7	+0.54±0.09	—
—	—	20±1	±6±1	30.0±4.0	+0.24±0.17	—
—	—	25±1	±7±1	28.0±3.7	—0.15±0.17	—
—	—	20±1	±7±1	35.0±4.8	+0.64±0.13	—

ПРИЛОЖЕНИЕ

Результаты статистической обработки материалов по весу размножающихся самок *Pagurus pubescens* различных популяций

Популяция	$M \pm m$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_v$	$r \pm m_r$	$R \pm m_R$
Баренцево море					
Прибрежная . . .	2.54±0.34	±3.35±0.24	131.9±19.8	+0.92±0.02	550±25
Открытого моря .	5.63±0.54	±4.90±0.38	87.0±10.8	+0.79±0.04	410±35
Белое море					
Из бассейна и заливов .	3.51±0.64	±5.27±0.46	150.1±16.9	+0.78±0.05	470±14

СПИСОК ЦИТИРОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Алпатов В. В. 1923. Decapoda, собранные экспедицией института в 1921 г. Тр. Плавуч. морск. ин т., вып. 7 : 3—36.

Бируля А. А. 1897. Очерк фауны Crustacea-Decapoda морей Мурманского и Белого. Ежегодн. Зоол муз. Акад. наук, т. II : 405—452.

[Бируля А. А.] Birula. 1910. Beitrage zur Kennthiss der Decapoden Krebsc der eurasiatischen Arctic. Mem. l'Acad. Sci. St. Pétersb., 8 ser., XXIX, 1 1—42.

Брискина М. М. 1950. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоноватоводных амфипод. Тр. Карадагск. биол. ст., вып. 10 : 3—37.

Булычева А. И. 1934. К фауне Amphipoda Белого моря. Исслед. морей СССР, вып. 20 : 57—63.

Булычева А. И. 1948. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана. Тр. Мурм. биол. ст., т. 1 261—275.

Годзикевич В. 1906. К биологии Idothea tricuspidata. Изв. Акад. наук, XXIV, вып. 4—5 : 263—272.

Горбунов Г. П. 1934. Биологические индикаторы и их значение в исследовании Арктики. Арктика, 2 : 113—125.

Гурьянова Е. Ф. 1932. Морские арктические равноногие раки. Изд. АН СССР. 1—181.

Гурьянова Е. Ф. 1951. Бокоплавы морей СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР : 1—1029.

Гурьянова Е. Ф., П. Закс, П. Ушаков. 1930. Литораль Кольского залива, ч. 2. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. LIX, вып. 2 : 47—152; ч. 3, т. LX, вып. 2 : 17—107.

Гурьянова Е., П. Ушаков. 1928. К фауне Черной губы Новой Земли. Исслед. морей СССР, вып. 6 : 3—72.

Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. Акад. наук, т. XXXIV 1—929.

Дерюгин К. М. 1923. К гидрологии Белого моря. Зап. по гидрограф., т. XI 37—80.

Дерюгин К. М. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану. Тр. Сев. научно-промысл. эксп., вып. 19 1—102.

Дерюгин К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исслед. морей СССР, вып. 7—8 : 1—510.

Желтенкова М. В. 1951. Некоторые данные о размножении и росте Idothea baltica в Черном море. Тр. Карадагск. биол. ст., вып. 11 56—68.

Зацепин В. И. и Н. С. Петрова. 1939. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцева моря. Тр. ПИНРО, вып. 5 1—171.

Кузнецов В. В. 1951. О плодовитости и скорости роста некоторых морских беспозвоночных. ДАН СССР, т. LXXVI, № 5 743—745.

Кузнецов В. В. 1953. Влияние колебаний факторов внешней среды на некоторые биологические процессы у морских беспозвоночных. Журн. общ. биологии, т. LXIV, № 6 : 413—423.

Кузнецов В. В., Т. А. Матвеева. 1948. Сезонные и суточные изменения активности нападения на приманку у морских беспозвоночных. Природа, № 3 66—68.

Кузнецов В. В., Т. А. Матвеева. 1949. Влияние плотности поселений на некоторые биологические процессы в природных популяциях Balanus balanoides на Восточном Мурмане. ДАН СССР, т. LXIV, № 3 : 413—415.

Матвеева Т. А. Биология Mytilus edulis Восточного Мурмана. Тр. Мурм. Биол. ст., т. 1 : 215—241.

Тарасов Н. И. 1943. Биология моря и флот. Изд. НК ВМФ СССР 1—192.

Ушаков П. В. 1927. К зоогеографической характеристике прибрежных вод залива Моллера. Исслед. морей СССР, вып. 4 17—79.

Ушаков П. В. 1931. Бентонические группировки Маточкина Шара. Исслед. морей СССР, вып. 12 : 5—128.
Яшнов В. А. 1948. Бокоплавы. Сб. «Определитель фауны и флоры северных морей СССР», Изд. «Сов. наука» : 253—325.

Andre M. et E. Lamy. 1933. Crustacea xylophages et lithophages. Bull. l'Inst. Océanogr., N 626 : 1—23.
Appellöf A. 1906. Die Decapoden Crustaceen. Meeresfauna von Bergen, Heft 2 : 113—238.
Aurivillius C. 1898. On hafseverterbraternas utvecklingastider och periodiciteten i larvformenas uppträndarde vid sveriges Vestcust. Bih. Kongl. Svenaka Vet.-Akad. Handling, B. XXIV, Afd. 3, N 4 1—91.
Barnes H. and H. Powell. 1950. The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle population on Balanus crenatus and B. balanoides after a heavy initial settlment. Journ. Anim. Ecology, v. XIX, N 2 175—179.
Bassindale R. 1936. The development stages of three English Barnacles, Balanus balanoides, Chtamulus stellatus and Verruca strömia. Proc. Zool. Soc. 57—74.
Bercley A. 1930. The post-embrionic development of the common Pandalus of British Columbia. Contr. Canad. Biol. and Fish., v. VI, N 6 115—163.
Bjorck W. 1913. Biologische-faunistische Untersuchungen aus dem Oresund. Kongl. Fisiogr. Sälsk. Handl., N. F., B. XXIV, N 17 : 1—39.
Blegvad H. 1922. On the Biology of some Danish Gammarids and Mysids. Rep. Danish Biol. St., v. XXVIII : 1—103.
Broch H. 1933. Einige Probleme der biogeographischen Abgrenzung der arctischen Region. Mitt. Zool. Mus., Berlin, B. XIX : 1—20.
Calman W. T. 1936. Marine boring animals injurious to submerged structures. Brit. Mus. Nat. Hist. Economic, ser. v., X 1—34.
Cheng C. 1942. On the fecundity of some gammarids. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXV, N 3 467—475.
Dons C. 1915. Norges Decapoden. Tromsö Mus. Aarshelter, B. XXXVII : 15—153.
Ehrenbaum E. 1890. Zur Naturgeschichte von Crangon vulgaris. Mitth. der Sectio für Küsten-Hochseefischerei, Jahrg. 1890 1—124.
Fischer E. 1928. Recherches de bionomie et d'oceanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. Ann. Inst. Océanogr., v. V, N 3 201—429.
Coodhart C. 1941. The ecology of the Amphipoda in a small estuary in Hampshire. Journ. Anim. Ecology, v. X, N 2 306—322.
Grieg. 1927a. Evertebrater fra bankerne ved Spitzbergen indsamlet av «Tovik» og «Armauer Hansen» sommeren 1925 og 1926. Berg. Mus. Aarbok 1926, H. 1 1—28.
Grieg J. 1927b. Decapoda-Crustacea from the West Coast of Norway and the North Atlantic. Berg. Mus. Aarbok. 1926, H. 7 : 1—53.
Havinga B. 1930. Der Granat (Crangon vulgaris) in der Holländischen Gewassern. Journ. du Cons., v. V, N 17 : 57—87.
Herz L. 1933. The morphology of the later stages of Balanus crenatus. Biol. Bull., v. LXIV : 432—442.
Hjort J. and Rund J. 1938. Deep-Sea prawn fisheries and their problems. Hvalrädets skrifter, N 17 : 1—144.
Hoek P. 1927. Die Cirripedien des nordischen Plankton. Nordisches Plankton, Bd. IV, Lief. 8 : 265—331.
Jackson H. 1913. Decapod larvae in the Irish sea. Rep. Lancash Sea-Fish. Lab., N 20 : 254—259.
Jägersten G. 1935. Über die Geschlechts verhältnisse und das Wachstum bei Pandalus. Arch. für Zool., B. XXVIII, N 20 : 1—26.
Jong 1938. Recent works on the digestion and the cellulose and chitin by invertebrates. Scince Progress, v. XXXII : 00.
Jones N. 1948. The ecology of the Amphipoda of the South of the Isle of Man. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXVII, N 2 400—439.
Jonson W. H. 1935. Seasonal migrations of the wood-bores Limnoria lignorum at Friday Harbour. Biol. Bull. Woods Hole, v. LXIX, N 3 : 8.
Lebour M. 1928. The larvae stages of Plymouth Brachyura. Proc. Zool. Soc., part 2 : 479—560.
Lebour M. 1931. The larvae of the Plymouth Caridea. The larvae of the Crangonidae. The larvae of the Hippolytidae. Proc. Zool. Soc., part 1 : 1—9.
Lebour M. 1937. The newly hatched larvae of Spirontocaris spinus var. Lilljeborgii. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXII, N 1 : 101—104.
Lebour M. 1940. The larvae of British species Spirontocaris and their relation to Thor (Crustacea. Decapoda). Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXIV, N 2 : 505—514.
Lebour M. 1947. Notes on the inshore plancton of Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXVI, N 4 : 527—547.

Leloup E. 1936. Contributions à l'étude de la Fauna Belge. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, v. XII, N 19 1—27.

Leopoldseder F. 1934. Geschlechtsverhältnisse und Heterochromosomen bei Pandalus borealis Kröyer. Zeitschr. Wiss. Zool., B. CXLV, N 3 : 337—350.

Meyer P. 1934. Ein Beitrag zur Eiablage der Nordseekrabbe (Granat) Crangon vulgaris. Zool. Anz., B. CVI, N 1—2 145—157.

Meyer P. 1935. Ein Beitrag zur Frage der Laichperiodizität bei der Nordseekrabbe (Granat) Crangon vulgaris. Zool. Anz., B. CIX, N 1—2 23—32.

Moor H. 1933. The growth rate of Balanus hameri. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XX. N 1 : 57—63.

Moor H. 1934—1936. The biology of Balanus balanoides. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XIX, N 2 : 851—863; v. XX, N 2—3 : 263—307, 711—716.

Nillson-Cantell C. 1921. Cirripeden-Studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe. Zool. Bidrag fran Uppsala, B. VII : 75—395.

Nordgaard O. 1912. Faunistiske og biologiske Jakttagelser von den Biologiske Station Bergen. Kgl. Norska Videnskaps Selsk. Skrifter, N 6 : 1—58.

Pora E., Pora M. 1950. Un animal nou pentru cercetari experimentale asurpa nevertebratolor Idothea baltica. Anal. Acad. Republ. Populare Romane, ser. A, t. I, mem. 6 : 1—54.

Poulsen E. 1935—1936. De Danske Farvandes Rurer (Balanomorpha og Verrucomorpha). Vid. Medd. Dansk. Naturh. Foren., B. IC 5—27.

Poulsen E. 1946. Investigations on the Danish Fishery for and the biology of the Lobster and the Deep-Sea Prawn. Rep. Danish biol. St., v. XLVIII : 27—49.

Pyefinch K. 1948a. Notes on the biology of cirripedes. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXVII, N 2 : 464—503.

Pyefinch. 1948b. Metodes of identifications of the larval Balanus balanoides. B. crenatus and Verruca strömia. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXVII, N 2 : 451—463.

Pyefinch. K. 1949. Short-period fluctuations in the numbers of barnacle larve, with notes on comparisons between pump and net plancton hauls. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXVIII, N 2 : 353—369.

Rasmussen B. 1946. Life history of Pandalus borealis. Nature, 157 (3981) 203.

Runnström S. 1925. Zur Biologie und Entwicklung von Balanus balanoides. Bergens Mus. Aarbok. Naturv. raekke 1924—1925, 1 Hefte, N 5 1—46.

Runnström S. 1927. Über die Plattenentwicklung von Verruca strömia. Bergens Mus. Aarbok 1926, N 3 : 1—10.

Runnström S. 1928. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Aarbok 1927, N 2 : 1—67.

Runström S. 1932. Eine Übersicht über das Zooplankton des Herdla und Hjeltenfjordes. Bergens Mus. Aarbok 1931, H. 7 : 1—67.

Sars G. O. 1895. An account of the Crustacea of Norway, v. I. Amphipoda : 1—711.

Schellenberg A. 1928. Krebstiere oder Crustacea. Decapoda. Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meersteile, 10. Teil : 1—146.

Schellenberg A. 1942. Krebstiere oder Crustacea. IV. Flochkrebse oder Amphipoda. Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meersteile. 40 Teil : 1—252.

Scutch A. 1926. On the habits and ecology of the tube-building amphipod Amphithoe rubricata. Ecology, v. VII, N 4 : 481—502.

Spooner G. 1948. The distribution of Gammarus species in estuaries. Journ. Mar. Biol. Assoc., v. XXVII, N 1 : 1—52.

Stephesen K. 1913. Account of the Crustacea and the Picnogonida collected by Dr. V. Nordmann in the summer of 1911 from nothern Strömfjord and Giesecte Lake in West Greenland. Medd. om Grönland, v. LI : 55—77.

Stephensen K. 1923. Crustacea-Malacostraca, 5 (Amphipoda). Danish Ingolf Exped., v. III, p. 8 : 1—100.

Stephensen K. 1927. Amphipoda. Die Tierwelt der Nord und Ostsee, Lief. XIV, Teil 10 1—188.

Stephensen K. 1935. Crustacea Decapoda «The Godthaub Expedition 1928». Medd. om Grönland, v. LXXX, N 1 : 1—94.

Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planctonic in the sound. Medd. Komm. Havursog. Kjob. Plankton., v. IV, N 1 : 1—523.

Wollebaek A. 1908. Remarke on Decapod Crustaceus of the North Atlantic and the Norwegien fjords. Berg. Mus. Aarbok 1908, H. 12 1—74.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Владимир Васильевич Кузнецов 3

Предисловие 5

Десятиногие раки 7

Pandalus borealis . 7
Pandalus annulicornis 15
Spirontocaris spinus 21
Spirontocaris turgida 27
Hetairus polaris 31
Eualus gaimardi . 39
Heptacarpus pusiola 46
Crangon crangon 48
Crangon allmanni 51
Sclerocrangon boreas 54
Sclerocrangon ferox . 58
Sabinea septemcarinata 59
Sabinea sarsi 65
Pagurus pubescens 67
Lithodes maya 76
Hyas araneus 77
Hyas coarctatus 90

Бокоплавы 95

Anonyx nugax . 95
Orchomenella minuta 114
Orchomenella pinguis 116
Calliopius laeviusculus 117
Epimeria loricata 124
Rhachotropis aculeata 127
Stegocephalus inflatus 133
Acanthostepheia malmgreni 138
Paramphithoe cuspidata 142
Gammarellus homari 142
Gammarus locusta 150
Hyale prevosti 170
Amphithoe rubricata 172
Ischyrocerus anguipes 175
Caprella septentrionalis 179

Равноногие раки 189

Idothea baltica 189
Idothea granulosa 196
Idothea pelagica 200
Jaera marina 205
Limnoria lignorum 209

Усоногие раки 213

Verruca strömia . 214
Balanus balanoides 219
Balanus balanus 225
Balanus crenatus 229
Balanus hameri 231

Приложение. Таблицы изменчивости величины тела размножающихся самок и их индивидуальной плодовитости 233

Список цитированной литературы 239

Владимир Васильевич Кузнецов

БИОЛОГИЯ МАССОВЫХ И НАИБОЛЕЕ ОБЫЧНЫХ ВИДОВ РАКООБРАЗНЫХ БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ

Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Н. А. Вельятаго*
Художник *Д. С. Данилов*
Технический редактор *Н. Ф. Виноградова*
Корректоры *М. А. Горилас, Н. И. Журавлева* и *О. И. Иващенкова*

Сдано в набор 24 XII 1963 г. Подписано к печати 21/III 1964 г. РИСО АН СССР № 96-38В. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бум. л. 7$^5/_8$. Печ. л. 15$^1/_4$=20.89 усл. печ. л.+2 вкл. Уч.-изд. л. 21.03+2 вкл. (0.19). Изд. № 1587. Тип. зак. № 531. М-24900. Тираж 600. Т П 1963 г. № 1186.

Цена 1 р. 49 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

В магазинах конторы «Академкнига»

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

Акимушкин И. И. Головоногие моллюски морей СССР. 1963. 235 стр. *Цена 1 р. 41 к.*

Бирштейн Я. А. Глубоководные равноногие ракообразные северо-западной части Тихого океана. 1963. 214 стр. *Цена 1 р. 35 к.*

Бродский К. А. Фауна веслоногих рачков и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. 1957. 222 стр. *Цена 1 р. 46 к.*

Закономерности скопления и миграции промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. 1958. 270 стр. *Цена 1 р. 62 к.*

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. 1963. 739 стр. *Цена 4 р. 70 к.*

В книге собраны и обобщены результаты исследований, проведенных на морях, прилежащих к границам СССР. Описанию животного и растительного мира каждого моря предпосылается краткий физико-географический очерк.

Ваши заказы на книги просим направлять по адресу:

Москва, К-12, Б. Черкасский пер., 2/10,

Контора «Академкнига», отдел «Книга—почтой»

или в ближайший магазин «Академкнига»

Адреса магазинов «Академкнига»:

Москва, ул. Горького, 6 (магазин № 1); 1-й Академический проезд, 55/5 (магазин № 2); **Ленинград,** Литейный проспект, 57; **Свердловск,** ул. Белинского, 71в; **Новосибирск,** Красный пр., 51; **Киев,** ул. Ленина, 42; **Харьков,** Уфимский пер., 4/6; **Алма-Ата,** ул. Фурманова, 129; **Ташкент,** ул. Карла Маркса, 29; **Баку,** ул. Джапаридзе, 13.

При получении заказа книги, как имеющиеся в наличии, так и печатающиеся (по поступлении в продажу), будут направлены в Ваш адрес наложенным платежом. Пересылка за счет заказчика.

Предварительные заказы на книги принимаются также местными магазинами книготоргов и потребительской кооперации.

ИСПРАВЛЕНИЕ

Во всех случаях, где упоминается работа авторов Hjort a. Rund, 1938, *должно быть* Hjort a. Ruud, 1938.

В. В. Кузнецов.